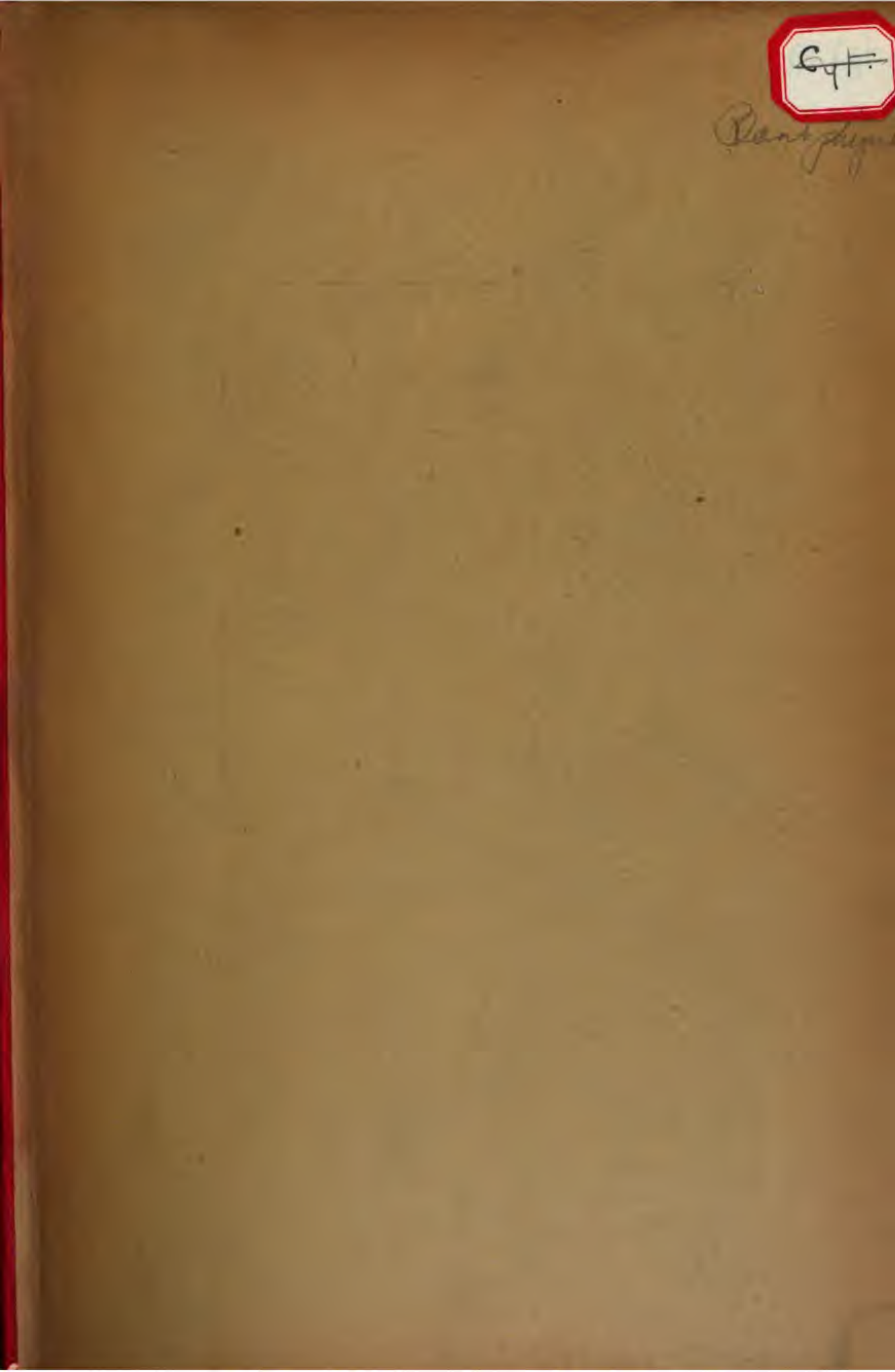
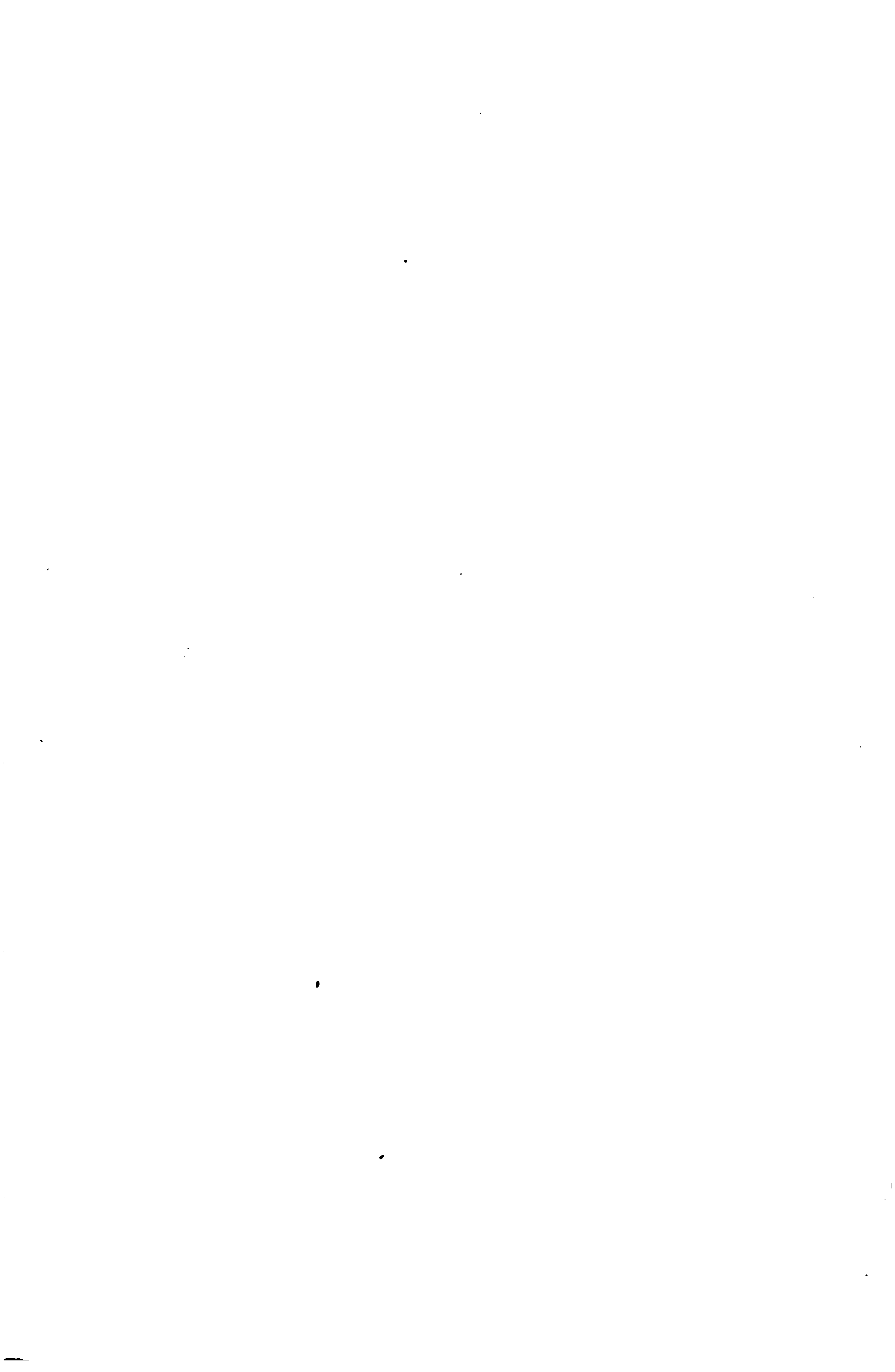

HDI
HW 1FBQ J


VE
RI
TAS
SIGILLVM ACADEMIAE HARVARDIANAE IN NOV ANG
CHRISTO ET ECCLESIAE







BEITRÄGE

ZUR

MORPHOLOGIE UND PHYSIOLOGIE DER PFLANZENZELLE

HERAUSGEGEBEN

VON

Albrecht

Dr. A. ZIMMERMANN

PRIVATDOZENTEN DER BOTANIK AN DER UNIVERSITÄT IN TÜBINGEN

ERSTER BAND

MIT 5 TAFELN UND 23 FIGUREN IM TEXT

TÜBINGEN 1893

VERLAG DER H. LAUPP'SCHEN BUCHHANDLUNG

INHALTSVERZEICHNIS.

Heft I. Von A. Zimmermann.

Heft II. Von A. Zimmermann.

Heft III.

VORWORT.

Obwohl die Tinktionsmethoden in den letzten Dezennien so wertvolle Resultate ergeben haben, dass ein ernstlicher Zweifel an ihrer Brauchbarkeit für wissenschaftliche Untersuchungen nicht mehr bestehen kann, so haben dieselben doch, soweit es sich wenigstens um die Untersuchung des pflanzlichen Organismus handelt, bisher fast allein bezüglich der morphologischen Eigenschaften des Zellkernes zu wirklich neuen Ergebnissen geführt, die ohne Anwendung der Tinktionsmethoden entweder nur mit viel grösserer Mühe oder überhaupt nicht hätten erlangt werden können. Bei der Erforschung der übrigen plasmatischen Einschlüsse des Plasmakörpers, der Chromatophoren, hat man dagegen, wenn man von den Schmitz'schen Algen-Untersuchungen absieht, schon fast ausschliesslich das lebende Material zu Rate gezogen. Noch weniger Erfolg wurde bisher mit Hilfe der Tinktionsmethoden bei der Untersuchung des Cytoplasmas erreicht. Denn wenn auch bereits von verschiedenen Autoren mit Hilfe mehr oder weniger geeigneter Methoden das Vorhandensein starker tinktionsfähiger Körper oder eine sogenannte feinere Struktur innerhalb des Cytoplasmas nachgewiesen wurde, so sind wir doch über die Entwicklung und Bedeutung dieser Einschlüsse und Differenzierungen noch so gut wie ganz im Unklaren; dass namentlich unter dem Ausdruck Mikrosomen die verschiedenartigsten Körper zusammengefasst werden, wurde ja schon von verschiedenen Seiten hervorgehoben.

Für die Untersuchung des Cytoplasmas haben wir nun allerdings neuerdings durch PFEFFER in der sogenannten Lebend-Färbung ein neues Hilfsmittel kennen gelernt, das verschiedene bis-

her nicht sicher erkennbare Differenzierungen des Cytoplasmas direkt in der lebenden Zelle sichtbar macht. Es ist auch wohl sehr wahrscheinlich, dass eine weitere Ausdehnung dieser Untersuchungen noch manchen tieferen Einblick in die Differenzierung des Cytoplasmas gestatten wird; immerhin kann es aber auch jetzt schon kaum zweifelhaft erscheinen, dass die Lebendfärbung die älteren Tinktionsmethoden, bei denen der Farbstoff von fixiertem Material aufgenommen wird, nicht ganz entbehrlich machen wird. Für die Chromatophoren ist es aber bisher überhaupt noch nicht gelungen, eine gut differenzierende Lebendfärbung aufzufinden.

Es schien mir somit kein zweckloses Bemühen für die Chromatophoren und die verschiedenen Elemente des Cytoplasmas differenzierende Tinktionsmethoden aufzusuchen. Da wir aber über die bei der Fixierung und Tinktion sich abspielenden physikalischen und chemischen Prozesse noch so gut wie ganz im Unklaren sind, so liess sich das Auffinden solcher Methoden nur von einem möglichst vielseitigen Herumprobieren mit den verschiedenen Fixierungsflüssigkeiten und Farbstoffen erhoffen. Ganz wesentlich wurde ich nun aber bei meinen Bemühungen dadurch gefördert, dass ich mit Herrn Professor Dr. R. ALTMANN, Prosektor an der Anatomie in Leipzig, der sich schon seit Jahren mit der Untersuchung des Cytoplasmas thierischer Zellen beschäftigt [1]), in Verbindung trat. Derselbe hatte nicht nur die Freundlichkeit, mich in die Mikrotomtechnik einzuführen, sondern hat mich auch bereitwilligst mit allen seinen damals noch nicht publizierten Untersuchungsmethoden bekannt gemacht. Es sei mir gestattet, dem genannten Herrn auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Haben nun meine Untersuchungen schon jetzt zu dem Resultate geführt, dass mit Hilfe der Altmann'schen Untersuchungsmethoden auch im Cytoplasma der Pflanzenzelle eine sehr deut-

---

1) Die Resultate dieser Untersuchungen sind niedergelegt in der im Druck befindlichen Arbeit: Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen.«

liche Granulastruktur nachgewiesen werden kann, so haben dieselben doch noch nicht im Entferntesten zu irgenwie abschliessenden Resultaten geführt. Denn ich konnte mich natürlich nicht darauf beschränken, eine möglichst grosse Anzahl schöner Bilder mit verschiedenartigen Plasmastrukturen zu gewinnen, vielmehr glaubte ich auf ein möglichst tiefgehendes Verständnis des Gesehenen vor allem Wert legen zu müssen. So musste zunächst die Möglichkeit ausgeschlossen werden, dass wir es in den beobachteten Erscheinungen lediglich mit Kunstprodukten, die durch die angewandten Fixierungsmittel hervorgerufen sein könnten, zu thun hätten. Dann war es aber auch notwendig, die beobachteten Körper, von den bereits bekannten Einschlüssen des Plasmakörpers (Chromatophoren, Gerbstoffbläschen etc.) streng auseinanderzuhalten und die morphologischen Eigenschaften und den genetischen Zusammenhang der beobachteten Differenzierungen des Plasmakörpers in den verschiedenen Gewebesystemen und den verschiedenen Entwicklungsstadien derselben möglichst genau festzustellen. Schliesslich musste auch der Versuch gemacht werden, durch entsprechende Experimentaluntersuchungen, die physiologische Funktion der betreffenden Körper zu ermitteln. Unter diesen Gesichtspunkten erschienen mir nun trotz ihrer Plasmaarmut die Zellen der ausgewachsenen Organe als das beste Untersuchungsmaterial, obwohl die zur vorläufigen Orientiernng dienenden ersten Beobachtungen ergeben hatten, dass die Granulastruktur in den Meristemen und anderen plasmareichen Zellen, wie z. B. den Pollenkörnern und Narbenpapillen, viel schöner hervortritt.

Der gewaltige Umfang des zu bewältigenden Materiales mag es denn auch gerechtfertigt erscheinen lassen, dass ich bereits jetzt mit der Publikation meiner Untersuchungsergebnisse beginne. Ich gedenke dies in einer Reihe von Heften zu thun, von denen das vorliegende das erste bildet. Uebrigens werde ich mich in diesen Heften keineswegs streng auf das Cytoplasma und die Chromatophoren beschränken, sondern auch andere mehr beiläufig gemachte Beobachtungen und kleinere Arbeiten, auf die

ich bei der Bearbeitung meiner Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle [1]) geführt wurde, mit in dieselben aufnehmen.

Schliesslich ergreife ich mit Freuden diese Gelegenheit, meinem Chef, Herrn Professor Dr. H. VÖCHTING, auch an dieser Stelle für das rege Interesse, welches er meinen Untersuchungen entgegengebracht hat, und für die Bereitwilligkeit, mit der er alle für dieselben irgendwie Nutzen versprechenden Apparate und Utensilien im hiesigen Institut angeschafft hat, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Tübingen, Oktober 1889.

1) Breslau, E. Trewendt, 1887.

I.

Historische Notiz über Plasmaverbindungen.

Bekanntlich stammen die ersten Angaben über Plasmaverbindungen von TANGL her, der dieselben zuerst im Endosperm verschiedener Monocotylen beobachtet hat; erst später gelang es dann ihm und anderen Autoren die allgemeinere Verbreitung solcher plasmatischer Verbindungen zwischen den verschiedenen Zellen nachzuweisen und, wenn auch vielleicht die Bedeutung derselben von verschiedenen Autoren etwas überschätzt ist, so kann doch die Wichtigkeit der TANGL'schen Entdeckung nicht mehr zweifelhaft erscheinen. Somit scheint es mir denn auch eine Pflicht der Pietät, die Thatsache zur allgemeineren Kenntnis zu bringen, dass bereits mehrere Jahre vor der TANGL'schen Publikation W. HOFMEISTER, dem die botanische Wissenschaft so viele neuen Gesichtspunkte und wertvollen Beobachtungen verdankt, die Porosität der Tüpfelschliesshäute im Endosperm mit voller Sicherheit beobachtet hat.

Es geht dies unzweifelhaft aus einigen Blättern hervor, die mir beim Durchblättern des im Besitz des hiesigen botanischen Instituts befindlichen HOFMEISTER'schen Nachlasses zufällig in die Hände fielen und die mir, da sie zwei wohlgelungene Zeichnungen[1]) von den Plasmaverbindungen enthielten, sofort auffallen mussten.

---

1) Dieselben waren zur Erläuterung von Präparaten bestimmt, die Hofmeister im Anschluss an seine Vorlesung den Studenten zu demonstrieren pflegte. Von solchen Präparaten befindet sich im Besitz des hiesigen Institutes ebenfalls eine sehr umfangreiche Sammlung. Leider sind dieselben jedoch mit der Zeit fast sämtlich unbrauchbar geworden. So war es mir auch speziell an den Endospermpräparaten nicht mehr möglich, die Porosität der Tüpfelschliesshäute zu erkennen.

Diese Zeichnungen stimmen mit denen von TANGL und den neueren Autoren so vollständig überein, dass sich eine weitere Verbreitung derselben wohl verlohnen dürfte und so gebe ich denn in den Figuren 1 und 2 auf Tafel I vollständig getreue Kopien von den Hofmeister'schen Zeichnungen. Von diesen stellt Fig. 1 einen dünnen Schliff aus dem Endosperm von Phytelephas macrocarpa dar, Fig. 2 einen solchen aus dem Endosperm von Raphia taedigera. Unter Fig. 1 findet sich ferner noch die Bemerkung: »Die Membran, welche die erweiterten Endräume je zweier Tüpfel trennt, ist angeschwollen und siebartig durchlöchert.« Ausserdem gibt der genannte Autor noch auf einem weiteren, keine Abbildung enthaltenden Blatte an, dass auch bei dem Endosperm von Caryota urens »die Anschwellung und die siebähnliche Beschaffenheit der Membran, welche zwei Tüpfelenden trennt, besonders deutlich sei.«

Hervorheben will ich ferner, dass aus den Bemerkungen HOFMEISTER's hervorgeht, dass er die Porosität der Tüpfelschliesshäute hauptsächlich an Schliffen und stets ohne Anwendung von Tinktionsmitteln beobachtet hat.

Dass die Beobachtungen HOFMEISTER's jedenfalls älter sind, als die von TANGL, geht, wenn dieselben auch kein Datum tragen, daraus hervor, dass HOFMEISTER bereits längere Zeit vor dem Erscheinen der TANGL'schen Abhandlung gestorben ist. Zweifelhaft muss es dagegen bleiben, welche Ansicht sich HOFMEISTER über die Bedeutung der Porosität der Tüpfelschliesshäute gebildet hat. Dass er dieselben aber bereits als plasmatische Kanäle erkannt hat, scheint mir daraus mit grosser Wahrscheinlichkeit hervorzugehen, dass sich die betreffenden Zeichnungen mit denjenigen von den Siebröhren in der gleichen Mappe befinden. Dahingegen habe ich nach Beobachtungen über die Plasmaverbindungen an anderen Pflanzenteilen in HOFMEISTER's Nachlass vergeblich gesucht; es kann uns dies übrigens auch nicht wundern, wenn wir bedenken, dass dieselben auch mit Hilfe unserer jetzigen optischen Mittel meist nur unter Anwendung mehr oder weniger kompli-

zierter Tinktionsmethoden nachgewiesen werden können. Immerhin lag aber der Gedanke an die allgemeine Verbreitung von Plasmaverbindungen der gesamten Anschauung HOFMEISTER's vom pflanzlichen Organismus so nahe, dass er gewiss, wenn ihm ein längeres Leben beschieden gewesen wäre, die neueren Beobachtungen mit grosser Freude begrüsst haben würde.

2.

Zur Kenntnis der Leukoplasten.

Die feinere Struktur der Leukoplasten in der Blattepidermis der Tradescantien.

1. Beobachtung am lebenden Material. Die in der Blattepidermis der verschiedenen Tradescantia spec. enthaltenen Leukoplasten sind seit ihrer Entdeckung durch SCHIMPER [1]) mehrfach untersucht und abgebildet worden. In der That können dieselben auch wegen ihrer relativ bedeutenden Grösse und wegen der guten Präparationsfähigkeit und Durchsichtigkeit der Tradescantia-Blätter sehr wohl als Demonstrationsobjekte dienen. Um so mehr muss es nun aber auffallen, dass man bisher ganz übersehen hat, dass dieselben bei verschiedenen Arten keineswegs homogene Kugeln darstellen, wie man nach den zur Zeit in der Litteratur vorliegenden Abbildungen und Beschreibungen annehmen müsste, sondern stets eine mehr oder weniger grosse Anzahl kugelförmiger Körper einschliessen.

Zur Beobachtung dieser körnigen Struktur sind z. B. die Epidermiszellen der Blattoberseite von Tradescantia discolor sehr geeignet, man hat bei diesen nur nötig durch ein vollständig frisches Blatt Tangentialschnitte herzustellen, die so dick sind, dass sie

1) Botanische Zeitung 1883, p. 122.

noch völlig unverletzte Epidermiszellen enthalten. Solche Schnitte bleiben sogar in reinem Wasser mehrere Stunden lang vollständig lebensfähig, und es ist an ihnen bei Anwendung genügend starker Objektive leicht in jeder der Beobachtung zugänglichen Zelle direkt die körnige Struktur der Leukoplasten zu beobachten. Dieselben liegen hier, wie Fig. 3 Tafel I. zeigt, zum grössten Teil in der Umgebung des Zellkernes, werden aber vereinzelt auch an jeder beliebigen Stelle des Plasmakörpers angetroffen.

Die Leukoplasten enthalten nun, wie Fig. 4 Taf. I., die einzelne stärker vergrösserte Leukoplasten darstellt, zeigt, meist ein, seltener aber auch zwei oder drei grössere kugelförmige Körper und ausserdem noch eine verschieden grosse Anzahl kleinerer sonst gleich gestalteter Gebilde. Dieselben heben sich durch stärkere Lichtbrechung von der Grundmasse der Leukoplasten ab, die aber im ganzen stets eine rundliche Form besitzen und auch scharf gegen das Cytoplasma abgegrenzt erscheinen.

Da uns nun die innerhalb der Leukoplasten beobachteten Körper im folgenden noch mehrfach beschäftigen werden, scheint es mir der Kürze der Darstellung halber erwünscht, für dieselben eine einfache Bezeichnung zu besitzen, und ich werde dieselben deshalb im folgenden kurz als Leukosomen bezeichnen, bemerke aber, dass ich diese Bezeichnungsweise selbst nur als eine provisorische ansehe, die einer besseren wird weichen müssen, sobald wir über die Natur der Leukosomen besser unterrichtet sein werden.

Es mag nun bezüglich der Leukosomen zunächst noch besonders hervorgehoben werden, dass die Möglichkeit, dass wir es in ihnen mit einem durch die Präparation oder Reagentienwirkung hervorgerufenen Kunstprodukte zu thun haben könnten, völlig ausgeschlossen ist. Denn abgesehen davon, dass das ganze Aussehen solcher Präparate, die die Leukosomen deutlich erkennen lassen, dem geübten Mikroskopiker keinen Zweifel darüber lassen kann, dass wir es in ihnen mit völlig unversehrten Zellen zu thun haben, während die Leukoplasten in irgendwie verletzten Zellen

entweder überhaupt nicht mehr sichtbar sind oder völlig homogen erscheinen, kann man auch aus den Bewegungserscheinungen, die sich im Plasmakörper der die Leukosomen zeigenden Zellen abspielen, den sicheren Nachweis ableiten, dass dieselben noch nicht durch die Präparation gelitten haben. Solche Bewegungserscheinungen habe ich aber wiederholt in den Epidermiszellen des Blattes von Tradescantia discolor beobachtet, es werden dieselben einerseits durch winzige kugelförmige Körper sichtbar, die kleiner sind, als die kleineren Leukosomen und bei Anwendung des Objektives $^1/_{18}$ Hom. Imm. Zeiss eben noch deutlich wahrnehmbar sind; diese Körper werden zum Teil ziemlich schnell im plasmatischen Wandbeleg herumgeführt, zum Teil bewegen sie sich auch in feinen, das Zellumen durchsetzenden Plasmafäden. Andererseits nehmen aber auch nicht selten die Leukoplasten selbst an diesen Bewegungen teil, doch bewegen sich diese meist mehr ruckweise und stets bedeutend langsamer, als die zuerst beschriebenen Körper.

Auf der anderen Seite könnte man nun aber auch vielleicht daran zweifeln, ob wir überhaupt die Leukoplasten als individualisierte Körper innerhalb des Plasmakörpers aufzufassen haben. Für die Richtigkeit dieser Annahme spricht aber, ganz abgesehen von den Beziehungen der Leukoplasten zu den übrigen Chromatophoren, einerseits die abgerundete Form und scharfe Abgrenzung derselben gegen das Cytoplasma, anderseits kann man aber auch direkt beobachten, wie sich die Leukoplasten als Ganzes innerhalb der Zelle fortbewegen, ohne dass sich in ihnen die geringsten Verschiebungen der Leukosomen beobachten liessen.

2. Chemische Eigenschaften der Leukosomen. Da die Leukoplasten schon bei der geringsten Verletzung der Zellen zu homogenen Kugeln zusammenfliessen und schon bei einfachem Erhitzen in Wasser vollständig in Lösung übergehen, ist natürlich ausgeschlossen, dass die Leukosomen aus Stärke oder einer ölartigen Substanz, die ja sonst als Einschlüsse der Chromatophoren vielfach beobachtet wurden, bestehen könnten. Dass

dieselben ferner nicht aus Gerbstoffen, die überdies bisher noch in keinem Falle innerhalb von Chromatophoren angetroffen wurden, bestehen, lässt sich ebenfalls leicht nachweisen; denn die Leukoplasten schwärzen sich weder mit Osmiumsäure, noch speichern sie im lebenden Zustande Methylenblau; in Kaliumbichromatlösung werden sie sogar nach kurzer Zeit vollständig zerstört, während der Zellkern in dieser Lösung gut fixiert wurde. Dahingegen sprechen nun alle Reaktionen der Leukosomen dafür, dass sich dieselben ebenso wie die gesamte übrige Masse der Leukoplasten aus einer proteïnartigen Substanz aufbauen. Ich will in dieser Beziehung nur erwähnen, dass die Leukoplasten in Jodwasser alsbald zu homogenen Kugeln zusammenfliessen, die sich gelb bis braungelb färben. Salpetersäure färbt die mit Alkohol fixierten Leukoplasten gelb, nachheriger Zusatz von Ammoniak bewirkt eine Verstärkung der Intensität dieser Färbung, Millons Reagens färbt bei dem gleichen Material die Leukoplasten deutlich rötlich und zwar werden bei dieser Reaktion ebenso wie bei der letzten vorwiegend die innerhalb der Leukoplasten enthaltenen Kugeln gefärbt, von denen es allerdings, wie wir alsbald noch sehen werden, noch nicht sicher ist, ob sie mit den Leukosomen identisch sind, die aber sehr wahrscheinlich zum grössten Teil aus der Masse der Leukosomen bestehen. Endlich spricht nun aber auch das Verhalten der Leukosomen gegen die verschiedenen Fixierungs- und Tinktionsmittel, auf das wir im nächsten Kapitel noch näher eingehen werden, sehr dafür, dass wir es in denselben mit proteïnartigen Stoffen zu thun haben [1]).

3. Fixierungs- und Tinktionsmethoden. Da wir die Leukosomen bereits in der lebenden Zelle mit grosser Deutlichkeit beobachten können, dürfte es vielleicht überflüssig erscheinen, für dieselben noch nach Fixierungs- und Tinktionsmethoden zu suchen. Da jedoch schon bei Tradescantia die sichere

---

1) Uebrigens hat bereits ZACHARIAS (cf. Botanische Zeitung 1883, p. 209) für die Leukoplasten von Tradescantia virginica aus verschiedenen Reaktionen den Schluss gezogen, dass dieselben jedenfalls zum grössten Teil aus Eiweissstoffen bestehen.

Verfolgung der Leukoplasten in den übrigen Geweben, namentlich innerhalb der Gefässbündel und Meristeme, auf bedeutende Schwierigkeiten stösst, schien es mir sehr wünschenswert, für die Leukoplasten geeignete Tinktionsmethoden zu besitzen und es erschienen mir die Blätter von Tradescantia discolor als ganz besonders geeignet, um an ihnen die verschiedenartigsten Fixierungsflüssigkeiten und Farbstoffe auf ihre Brauchbarkeit für unseren Zweck zu prüfen. Denn abgesehen von der leichten Präparationsfähigkeit dieser Blätter sind in ihnen die Leukoplasten immerhin relativ gross und besitzen auch in Schnitten eine solche Lebensfähigkeit, dass bei ihnen die verschiedenen Stadien der Reagentienwirkung ohne allzugrosse Schwierigkeiten direkt unter dem Mikroskop verfolgt werden konnten. Ferner schien mir aber auch die Körnchenstruktur der Leukoplasten in dieser Beziehung von Wichtigkeit, da dieselbe ebenfalls als Prüfstein für die Güte der angewandten Fixierungsmittel dienen konnte.

a. Orientierende Versuche über die Fixierung der Leukoplasten. Es zeigte sich nun alsbald, dass die Fixierung der Leukoplasten bedeutend grössere Schwierigkeiten macht, als die des Zellkernes und dass mehrere der besten Zellkernfixierungsmittel die feinere Struktur der Leukoplasten gänzlich zerstören [1]). Sodann trat aber auch alsbald ein sehr erheblicher Unterschied hervor, je nachdem nur zarte Schnitte oder grössere Blattstücke in die verschiedenen Fixierungsflüssigkeiten gebracht wurden, und zwar wurden die ersteren stets besser fixiert, wohl sicher deshalb, weil bei ihnen die betreffenden Reagentien sofort in viel konzentrierterem Zustande zutreten konnten.

Ich will nun nicht auf alle Details meiner Fixierungsversuche eingehen und bemerke nur, dass ich mit Pikrinschwefelsäure, Kaliumbichromat (5 % angewandt), Chromsäure (1 %), Osmium-

---

1) Ob vielleicht die schlechte Fixierfähigkeit der Leukoplasten mit dadurch bewirkt wird, dass der Zellsaft in der Epidermis und dem Hypoderm der Tradescantia-Blätter; wie man mit Hilfe von Lackmuspapier leicht konstatieren kann, ziemlich stark sauer ist, vermag ich nicht zu entscheiden.

säure (als Dampf oder in 1 % Lösung), Ameisensäure (1 %) und Jodwasser ganz unzureichende Resultate erhielt, insofern die Leukoplasten entweder gar nicht oder nur als homogene Kugeln fixiert wurden. Bei Anwendung 1 % Chromsäure wurde z. B. der Kern ausgezeichnet fixiert, von den Leukoplasten waren aber selbst nach der Tingierung nur noch winzige körnige Reste in der Umgebung des Kernes zu erkennen. Man kann übrigens auch direkt auf dem Objektträger beobachten, wie während der Einwirkung der Chromsäure die Leukoplasten zunächst homogen werden, dann immer mehr an Lichtbrechung verlieren, bis sie schliesslich gar nicht mehr zu erkennen sind.

Demgegenüber erhielt ich nun die günstigsten Resultate mit konzentrierter alkoholischer Sublimatlösung. Diese fixiert schon bei kurzer Einwirkung die Leukoplasten stets und erhält auch in den meisten Fällen die Leukosomenstruktur in ausgezeichnetster Weise. Das letztere ist namentlich der Fall, wenn man Tangentialschnitte von der Ober- oder Unterseite des Blattes sofort in die konzentrierte Sublimatlösung einträgt; es zeigen dann nach einstündiger Fixierung und genügendem Auswaschen (s. u.) in fast allen Zellen die Leukoplasten ganz die gleiche körnige Struktur, wie wir sie innerhalb der lebenden Zelle angetroffen haben. Dass wir es nun aber in diesem Falle wirklich mit den fixierten Leukosomen und nicht etwa mit einem erst nachträglich durch Reagentienwirkung hervorgerufenen Kunstprodukte zu thun haben, konnte ich dadurch direkt nachweisen, dass ich den Zutritt der Sublimatlösung zu der lebenden Zelle direkt unter dem Mikroskope beobachtete. Es geschah dies in der Weise, dass ich bei einem Tangentialschnitte auf sicher lebende Zellen, die aber dem Rande des Schnittes möglichst nahe lagen, bei starker Vergrösserung einstellte, dann das überflüssige Wasser mit Fliesspapier absog und schnell alkoholische Sublimatlösung zutreten liess. Ich konnte so wiederholt beobachten, wie die Leukosomen ganz unverändert durch den Sublimatalkohol fixiert wurden. Ich will jedoch bemerken, dass diese Beobachtung keineswegs in allen Fällen

in gleich günstiger Weise gelang, dass vielmehr häufig die Leukoplasten nur als homogene Kugeln fixiert wurden, was wohl darin seinen Grund haben dürfte, dass bei diesen Versuchen die Sublimatlösung zu langsam das Wasser verdrängte. Immerhin habe ich doch wiederholt beobachtet, dass beim Zutritt der Sublimatlösung sicher die Leukosomen fixiert wurden. Ausserdem will ich noch hervorheben, dass Leukoplasten, die zunächst homogen fixiert waren, auch bei längerer Einwirkung der Fixierungsflüssigkeit stets in diesem Zustande verblieben, so dass wir also, wenn wir eine körnige Struktur an dem Sublimatmaterial beobachten, diese mit sehr grosser Wahrscheinlichkeit für die Fixierung eines wirklich vorhandenen Zustandes ansehen können.

Schwieriger als bei Schnitten gelingt es nun bei grösseren Blattstücken eine durchweg gute Fixierung der Leukosomen zu erhalten. Immerhin waren doch auch an Blattstücken, die bis 3 mm breit waren, nach 24stündiger Einwirkung der alkoholischen Sublimatlösung in den meisten Zellen die Leukosomen gut fixiert, in den übrigen Zellen waren die Leukoplasten als homogene Kugeln fixiert, die etwa die gleiche Grösse besassen, wie im unversehrten Blatt.

Neben der alkoholischen Sublimatlösung gewährte mir ferner auch konzentrierte alkoholische Pikrinsäurelösung gute Resultate. Bei der Fixierung von Schnitten waren nach 15—24stündiger Einwirkung dieser Fixierungsflüssigkeit die Leukosomen meist gut erhalten. Bei der Fixierung grösserer Gewebekomplexe schien mir aber die Pikrinsäure-Fixierung der erstbeschriebenen mit Sublimat bedeutend nachzustehen. Hier waren die Leukosomen meist nur in der Nähe der Schnittfläche gut erhalten, während allerdings die Leukoplasten auch in den inneren Partien überall fixiert waren.

Dasselbe gilt von der ebenfalls geprüften konzentrierten wässerigen Sublimatlösung, die in Schnitten ebenfalls die Leukosomen häufig gut fixierte.

Schliesslich sei noch bemerkt, dass auch Alkohol allein zur

Fixierung der Leukoplasten dienen kann. Die in diesem mehrere Tage lang fixierten Schnitte lassen nicht nur die Leukoplasten deutlich erkennen, sondern zeigen meist auch eine körnige Struktur innerhalb derselben. Das ganze Aussehen weicht aber von dem der lebenden Leukoplasten nicht unerheblich ab und es ist mir sehr wahrscheinlich, dass wir es in dieser Körnersubstanz mit einem erst nachträglich im Alkohol entstandenen Kunstprodukt zu thun haben. Bei dem direkten Verfolgen des Zutrittes des Alkohols auf den Objektträger, wurden dieselben in den meisten Fällen zunächst homogen fixiert oder zeigten die verschiedenartigsten Schrumpfungserscheinungen. Immerhin dürften die im Alkoholmaterial beobachteten Körnchen ihrer Substanz nach wohl sicher hauptsächlich als die Abkömmlinge der Leukosomen zu betrachten sein, da ja die substanzarme Grundmasse der Leukoplasten allein wohl schwerlich so stark lichtbrechende Kugeln liefern könnte.

b. Die Sublimatfixierung. Wie bereits im vorigen Abschnitte bemerkt wurde, hat sich bisher konzentrierte alkoholische Sublimatlösung am besten als Fixierungsmittel für die Leukoplasten bewährt. Da mir nun dieselbe auch sonst gute Dienste geleistet hat, will ich an dieser Stelle die Einzelheiten der von mir angewandten Methode etwas ausführlicher zusammenstellen.

Zunächst folgt aus dem obigen, dass es stets vorteilhaft ist, möglichst kleine Gewebestücke in die Fixierungsflüssigkeit zu bringen. So habe ich denn auch entweder nur wenige Zellagen dicke Schnitte fixiert, die dann direkt weiter behandelt wurden, oder wenigstens, wenn ich Mikrotomschnitte zur Färbung benutzen wollte, die Stücke möglichst klein genommen. Da ferner die Cuticula bekanntlich eine sehr geringe Permeabilität besitzt, habe ich diese entweder möglichst entfernt, oder wenigstens durch Ritzen derselben das Eindringen der Fixierungsflüssigkeit erleichtert.

Was sodann die Zeitdauer der Einwirkung der Fixierung anlangt, so genügt es für Schnitte jedenfalls dieselben 1 Stunde in

der Sublimatlösung zu belassen, grössere Gewebestücke habe ich dagegen meist ca. 24 Stunden in der Fixierungsflüssigkeit verweilen lassen.

Nach der Fixierung ist es nun natürlich notwendig, die innerhalb der Zellen befindliche Sublimatlösung vollständig auszuwaschen. Zu diesem Zwecke wasche ich die betreffenden Objekte zunächst 1/2 Stunde oder länger in laufendem Wasser aus und bringe sie dann in Alkohol, dem etwas Jod zugesetzt ist. Nachdem sie in diesem 24 Stunden verweilt haben, dürfte stets jede merkliche Spur von Sublimat aus den Pflanzenteilen entfernt sein, wenigstens habe ich bei Einhaltung dieser Methode niemals in meinen Präparaten die bekannten Sublimatkrystalle beobachtet. Man kann übrigens, namentlich bei Schnitten, das Auswaschen auch lediglich mit Wasser ausführen; doch muss man dieselben dann jedenfalls mehrere Stunden lang im laufenden Wasser belassen. So beobachtete ich z. B., dass ziemlich dünne Schnitte, die mehrere Stunden lang im fliessenden Wasser ausgewaschen waren, noch nicht ganz frei von Sublimatnadeln waren und ich habe denn auch bei meinen späteren Versuchen das Sublimat stets mit Jodalkohol extrahiert. Sollen nun die Schnitte direkt gefärbt werden, so wasche ich den Jodalkohol dadurch wieder aus, dass ich dieselben für ca. 1/4 Stunde oder länger in fliessendes Wasser bringe. Sollen dagegen die fixierten Pflanzenteile zum Schneiden mit dem Mikrotom vorbereitet werden, so kommen dieselben zunächst in reinen Alkohol, dann für 24 Stunden in ein Gemisch von 3 Teilen Xylol und 1 Teil Alkohol, dann ebenso lange in reines Xylol, darauf in eine in der Kälte gesättigte Lösung von Paraffin in Xylol und schliesslich in reines Paraffin, das konstant auf einer den Schmelzpunkt des Paraffins möglichst wenig übersteigenden Temperatur gehalten wird.

Bezüglich weiterer Details der Mikrotomtechnik verweise ich auf die bereits mehrfach in der Litteratur vorliegenden ausführlichen Beschreibungen. Dahingegen will ich an dieser Stelle noch besonders hervorheben, dass ich bei allen Fixierungen mit grossem

Vorteil die von E. STEINACH [1]) empfohlenen Glassiebe benutzt habe. In diesen können die zu fixierenden Objekte bis zum vollständigen Auswaschen des Farbstoffes oder auch bis zum Einlegen in das Paraffin verbleiben. Bei der Fixierung mit quecksilberhaltigen Flüssigkeiten ist dies natürlich noch von besonderem Vorteil, da bei diesen die Benutzung eiserner Pincetten und dergl. der sofort entstehenden Niederschläge halber ganz vermieden werden muss.

Auch zum Auswaschen in fliessendem Wasser sind die Glassiebe sehr geeignet; zu diesem Zwecke wurde im hiesigen botanischen Institute mit der Wasserleitung ein horizontales Rohr in Verbindung gesetzt, das 9 kleine Hähne trägt, sodass 9 Siebdosen, die in einem gemeinsamen aus Zinkblech gefertigten Ablaufe aufgestellt werden, gleichzeitig mit je einem feinen Wasserstrahle ausgewaschen werden können.

c. Tinktionsmethoden. Von den sehr zahlreichen Färbeversuchen, die ich mit den Leukoplasten der Tradescantien angestellt habe, will ich nur diejenigen kurz beschreiben, die einen günstigen Erfolg hatten und auch bei meinen späteren Untersuchungen in Anwendung kamen. In dieser Beziehung sind nun vor allem die Färbungen mit Säurefuchsin zu nennen. Dieselben werden bei Mikrotomschnitten mit bestem Erfolg ganz nach der von ALTMANN angegebenen Methode ausgeführt. Ich will dieselbe, da sie im folgenden noch häufig wiederkehren wird, der Kürze halber als die Altmann'sche Färbungsmethode oder auch einfach als die Altmann'sche Methode bezeichnen. Nach derselben werden die auf dem Objektträger festgeklebten Mikrotomschnitte (nach Lösung des Paraffins mit Xylol und Entfernung des letzteren mit Alkohol) mit einer konzentrierten Säurefuchsinlösung bedeckt.

Diese Lösung wird durch Auflösen von 20 gr Säurefuchsin [2])

---

1) cf. Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie. Bd. IV. 1887. p. 433.

2) Auch als Fuchsin S bezeichnet. In durchaus brauchbarer Qualität zu beziehen durch Dr. G. Grübler, Leipzig, Bayer'sche Strasse 12.

in 100 ccm Anilinwasser dargestellt; diese Lösung ist sehr gut haltbar und braucht nur von Zeit zu Zeit filtriert zu werden.

Mit dieser Säurefuchsinlösung werden nun die Schnitte gelinde erwärmt; doch ist ein Kochen der Lösung zu vermeiden, während selbst ein vollständiges Eintrocknen derselben für die Tinktion nicht hinderlich ist. Hat der Farbstoff etwa 2—5 Minuten eingewirkt, so wird er mit einem Gemisch von 1 Teil konzentrierter alkoholischer Pikrinsäurelösung und 2 Teilen Wasser abgespült, und zwar ist dies Auswaschen im allgemeinen so lange fortzusetzen, bis die Schnitte keine Färbung mehr an die Pikrinsäure abgeben; in manchen Fällen kann man aber auch dadurch, dass man das Auswaschen mit Pikrinsäure früher oder später unterbricht, verschiedene Färbungsintensitäten erhalten. Die Pikrinsäure wird nun schliesslich wieder durch absoluten Alkohol entfernt, dann Xylol zugefügt und endlich in Xylol-Kanadabalsam eingeschlossen.

Nach dieser Methode erhält man nun in Schnitten durch das ausgewachsene Blatt von Tradescantia discolor oder Tr. albiflora eine sehr intensive Rotfärbung der Leukoplasten und Chloroplasten, während die Zellkerne, abgesehen vom Kernkörperchen, das meist ebenfalls rot gefärbt wird, farblos oder gelblich gefärbt erscheinen. Intensivrot gefärbt sind von den Bestandteilen des Plasmakörpers nur noch gewisse im Assimilationsgewebe enthaltene Körper, die in der vierten Arbeit dieses Heftes ausführlich besprochen werden sollen. Die unverholzten Membranen sind ganz farblos, die verholzten schwachrot, hindern aber an den Mikrotomschnitten die Beobachtung der Chromatophoren natürlich in keiner Weise.

Während nun die Altmann'sche Methode bei Mikrotomschnitten ausgezeichnet scharfe Färbungen gibt, ist dieselbe bei direkt fixierten Schnitten, die natürlich stets dicker sind, da sie ja dicker als eine Zellschicht sein müssen, weniger brauchbar. Es lässt sich aber auch bei diesen Säurefuchsin sehr gut zur Tinktion

verwenden und zwar habe ich nach folgender Methode sehr elegante Färbungen erhalten:

Zunächst kommen die gut fixierten Schnitte, nachdem sie in Wasser gut ausgewaschen sind, in eine 0,2 % Lösung von Säurefuchsin in destilliertem Wasser; in dieser verweilen sie mindestens einige Stunden, besser aber 24 Stunden oder länger; selbst Schnitte, die 8 Tage in dieser Lösung belassen waren, gaben mir eine sehr reine Färbung der Leukosomen. Darauf werden die Schnitte möglichst schnell in laufendem Wasser ausgewaschen, wobei wieder die bereits erwähnten Glassiebe mit Vorteil verwandt werden können. Dies Auswaschen wird solange fortgesetzt, bis die Schnitte makroskopisch fast farblos sind und bei mikroskopischer Besichtigung die Membranen und das Lumen der Zelle nicht mehr gefärbt erscheinen. Es wird dies Stadium meist schon nach wenigen Minuten, höchstens in ¼—1 Stunde erreicht. Nach dem Auswaschen können dann die Schnitte entweder direkt in Wasser beobachtet werden und zwar ist dies namentlich empfehlenswert, wenn man gleichzeitig Stärkekörner und andere ungefärbte Inhaltskörper der Zelle beobachten will. Dahingegen tritt die Färbung der Leukosomen natürlich viel intensiver hervor, wenn die Schnitte nach vorheriger Entwässerung durch Alkohol in Xylol oder auch von diesem in Xylol-Kanadabalsam übertragen sind. In letzterem ist die Färbung sehr gut zu konservieren; wenigstens zeigen mir Präparate, die ca. 2 Jahre alt sind, noch eine sehr intensive Färbung.

Ich erhielt nach dieser Methode bei Anwendung von Material, das entweder in Sublimat oder in Pikrinsäure fixiert war, Präparate, bei denen ausschliesslich die in den Leukoplasten enthaltenen Leukosomen intensiv rot tingiert waren, bei denen selbst die Nucleoli völlig farblos waren. (cf. Fig. 5—8, Taf. I.). Uebrigens hat mir diese Methode auch bei anderen Untersuchungen gute Dienste geleistet und ich will dieselbe im folgenden zur Unterscheidung von der Altmann'schen Methode als die Säurefuchsin-Methode B bezeichnen.

Von anderen Farbstoffen lieferten mir Jodgrün, Cyanosin und Dahlia die besten Resultate, da diese aber, was die Tinktion der Leukoplasten anlangt, mit dem Säurefuchsin jedenfalls nicht konkurrieren können, will ich auf das Verhalten derselben an dieser Stelle nicht näher eingehen.

d. Lebendfärbung. Mehr der Vollständigkeit halber will ich erwähnen, dass ich auch verschiedene Versuche über die Lebendfärbung der Leukoplasten angestellt habe; denn zu irgendwie verwertbaren Resultaten haben dieselben bisher nicht geführt. Ich konnte zwar bei Dahlia, Methylviolett und Mauvein, als ich Tangentialschnitte oder kleine quadratische Blattstücke in 0,0001 % Lösungen dieser Farbstoffe brachte, nach 24 oder besser nach 48 Stunden eine geringe Färbung der Leukoplasten beobachten. Dieselbe war aber viel zu schwach, um als Hilfsmittel zur Nachweisung der Leukoplasten dienen zu können. Mit anderen Farbstoffen, wie Methylenblau, Jodgrün, Säurefuchsin u. a. erhielt ich überhaupt keine Färbung der Leukoplasten.

2. Entwicklung der Leukoplasten und Verbreitung derselben in den übrigen Gewebesystemen.

Bezüglich der Verbreitung der Leukosomen in den verschiedenen Gewebesystemen und der Entwicklung derselben bin ich bisher nur bezüglich der oberirdischen vegetativen Teile zu einigermassen abschliessenden Resultaten gelangt; ich habe zwar auch bereits die Untersuchung der Wurzel und der Fortpflanzungsorgane in Angriff genommen, muss mir aber bezüglich dieser für später eine ausführlichere Mitteilung vorbehalten.

Als Untersuchungsobjekt diente mir vorwiegend Tradescantia abliflora und es beziehen sich auch die folgenden Angaben, falls nicht das Gegenteil ausdrücklich bemerkt ist, speziell auf diese Art; übrigens zeigten mir auch Tradescantia discolor und Zebrina pendula ein ganz analoges Verhalten, wie die oben genannte Art.

1. Das Hautgewebe. Die Epidermiszellen des ausgewachsenen Blattes und Stengels enthalten bei den soeben ge-

nannten 3 Arten vollkommen farblose Leukoplasten mit deutlich sichtbaren Leukosomen. Ebenso wie die echten Epidermiszellen verhalten sich ferner auch die bei verschiedenen Arten wie z. B. bei Tradescantia discolor anzutreffenden Hypodermzellen, wenn bei diesen auch die Beobachtung der Leukosomen am lebenden Material etwas grössere Schwierigkeiten bietet, weil es bei der bedeutenderen Grösse dieser Zellen nicht so leicht ist, Schnitte von hinreichender Feinheit mit völlig unverletzten Zellen zu erhalten.

Die Entwicklungsgeschichte der Leukoplasten innerhalb der Epidermis wurde namentlich an Mikrotomschnitten von Sublimat-Alkohol-Material verfolgt, nnd es liessen sich an diesen, wenn sie nach der Altmann'schen Methode gefärbt waren, die Leukoplasten mit voller Sicherheit bis zum jüngsten Blatt verfolgen. In Querschnitten durch das Letztere waren bei starkem Auswaschen mit Pikrinsäure nur die Leukoplasten und die Kernkörperchen intensiv rot gefärbt. Die Leukoplasten sind hier nun allerdings, wie Fig. 11 und 12, Tafel I. zeigen, die Epidermiszellen aus dem jüngsten Blatte darstellen, bedeutend kleiner, als im ausgewachsenen Blatte, es lässt sich aber ein ganz kontinuierlicher Uebergang zwischen beiden nachweisen (cf. Fig. 9—12, Taf. I.), und da bei Anwendung der obengenannten Methode innerhalb der Epidermiszellen stets nur das Kernkörperchen und die als Leukoplasten bezeichneten Körper gefärbt werden, so kann an der Identität der Letzteren nicht gezweifelt werden.

Ebenso wie das Blatt verhält sich nun bezüglich der Epidermis auch der Stengel mit Ausnahme des allerjüngsten Teiles; in den Epidermiszellen des sehr flachen Stammscheitels sind nämlich Leukoplasten mit Hilfe der Altmann'schen Methode überhaupt nicht mehr nachweisbar, bei Anwendung derselben werden hier ausschliesslich die Nucleolen gefärbt. Unterhalb des Scheitels treten aber auch in den Epidermiszellen des Stengels die Leukoplasten mit intensiv roter Farbe hervor, und zwar beginnt die Tingierbarkeit etwa an der Ansatzstelle des jüngsten Blattes,

in dem sich übrigens die Leukoplasten mit voller Sicherheit bis zum Grunde verfolgen lassen.

Man könnte nun den Grund des Ausbleibens der Tinktion in einer ungenügenden Fixierung der Leukoplasten sehen. Eine solche Annahme scheint mir aber bei der grossen Exaktheit, mit der die Färbung in den doch ebenfalls sehr plasmareichen Zellen des jüngsten Blattes ausnahmslos eintritt, sehr unwahrscheinlich. Auch scheint es mir nicht wahrscheinlich, dass die Leukoplasten sich infolge ihrer Kleinheit oder zu geringen Färbung der Beobachtung entziehen sollten, denn die kleinsten Leukoplasten, die ich am Grunde des jüngsten Blattes beobachtete, waren noch erheblich von der Grenze des Auflösungsvermögens des mir zu Gebote stehenden Objektives (Zeiss 1/18 Hom. Imm.) entfernt und es ist ja ferner die Altmann'sche Säurefuchsin-Methode gerade durch grosse Intensität und Schärfe der Tinktion ausgezeichnet.

Dass nun übrigens in den Epidermiszellen des Stammscheitels ebenso wie in den Mesophyllzellen des jüngsten Blattes, bei denen nach der Altmann'schen Methode ebenfalls nur die Kernkörperchen gefärbt werden, Chromatophoren vorhanden sind, lässt sich mit Hilfe anderer Tinktionsmethoden, die demnächst näher beschrieben werden sollen, konstatieren, und ist auch bereits von SCHIMPER [1]) mit Hilfe der allerdings nicht gerade sehr distinkte Bilder liefernden Hämatoxylinfärbung nachgewiesen. An dieser Stelle will ich nur noch auf die bemerkenswerte Thatsache hinweisen, dass bereits in dem aus lauter scheinbar völlig gleichartigen Zellen bestehenden jüngsten Blatte die Chromatophoren der Epidermiszellen sich von denen des Mesophylls unterscheiden. Worauf nun allerdings das beobachtete ungleiche Verhalten gegen Tinktionsmittel beruht, lässt sich zur Zeit noch nicht mit Sicherheit angeben. Nicht unwahrscheinlich scheint es mir allerdings, dass der Beginn der Tinktionsfähigkeit der Leukoplasten im Blatte mit dem Auftreten der Leukosomen innerhalb derselben in kau-

1) Botan. Zeitung 1883, p. 122.

saler Beziehung steht. Einerseits sahen wir ja im obigen, dass speziell die Leukosomen durch grosse Tinktionsfähigkeit ausgezeichnet sind, anderseits gelang es noch im zweitjüngsten Blatte (cf. Fig. 10, Taf. 1.) eine körnige Struktur innerhalb der Leukoplasten zu beobachten; im jüngsten Blatte erschienen dieselben dagegen meist als homogene Kugeln, was sehr wohl in dem durch den Plasmareichtum der betreffenden Zellen verlangsamten Eindringen des Fixierungsmittels seinen Grund haben kann. Mag nun übrigens die obige Annahme richtig sein oder nicht, so scheint mir auf alle Fälle der Umstand, dass die in der ungleichen Tinktionsfähigkeit der Chromatophoren sich offenbarende Verschiedenheit bereits in geringer Entfernung vom Vegetationspunkt auftritt, beachtenswert.

Abweichend von den Epidermiszellen verhalten sich die Schliesszellen des Spaltöffnungsapparates; dieselben führen nämlich im ausgewachsenen Blatte, wo sie auf die Unterseite beschränkt sind, kleine, meist stärkereiche Chloroplasten, während die sogenannten Nebenzellen kleine leukosomenhaltige Leukoplasten enthalten. In den Chloroplasten der Schliesszellen liess sich dagegen weder am lebenden Material, noch an gefärbten Präparaten irgend ein den Leukosomen entsprechender Körper beobachten; es werden dieselben auch nach den beiden oben beschriebenen Methoden weniger gefärbt als die Leukoplasten der Epidermiszellen. Diese Verschiedenheit im Verhalten gegen Säurefuchsin tritt schon in sehr frühen Entwicklungsstadien auf. So stimmen denn auch die Schliesszellen insofern mit den Zellen des Assimilationsgewebes überein, dass sich im zweit- und drittjüngsten Blatte innerhalb derselben mit Säurefuchsin überhaupt keine Chromatophoren nachweisen lassen (cf. Fig. 9, Taf. I.). Schon innerhalb der Spaltöffnungsmutterzellen vermochte ich wiederholt bei den nach der Altmann'schen Methode gefärbten Präparaten keine Spur von Chromatophoren zu entdecken. In den allerjüngsten Stadien, in denen die Spaltöffnungsmutterzellen schon sicher unterschieden werden können, schienen mir dieselben da-

gegen stets intensiv gefärbte Leukoplasten zu enthalten. Dass übrigens bei der Ausbildung der Spaltöffnungsschliesszellen am Stammscheitel die Umwandlung von färbbaren in nichtfärbbare[1]) Chromatophoren stattfinden muss, geht schon daraus hervor, dass im jüngsten Blatte alle Zellen ausnahmslos intensiv gefärbte Chromatophoren enthalten, wovon ich mich mit voller Sicherheit an Dutzenden von Schnitten habe überzeugen können.

2. Das mechanische Gewebesystem besteht im Stengel von Tradescantia albiflora einerseits aus einem 1—2schichtigen, mehrfach durch grüne Parenchymzellen unterbrochenen subepidermalen Collenchymringe und andererseits aus einem sehr rudimentären, meist einschichtigen Bastringe, dem die stammeigenen Gefässbündel eingebettet sind.

Das Collenchym verhält sich den Epidermiszellen vollkommen analog und führt farblose Leukoplasten; dieselben liegen meist in der unmittelbaren Umgebung des Zellkernes, sie sind allerdings ziemlich klein, lassen aber bei der Fixierung von Schnitten und unter Anwendung der Säurefuchsin-Tinktionsmethode B ihre Leukosomen-Struktur gut erkennen.

Die Zellen des Bastringes besitzen ebenfalls farblose Leukoplasten. Dieselben erscheinen auf Längsschnitten, nachdem sie in der oben beschriebenen Weise fixiert und tingiert waren, häufig in 2—3 Körnchen gegliedert, die wohl auch als Leukosomen aufzufassen sind. Die Untersuchung jugendlicher Internodien zeigte ferner, dass die Leukoplasten des Bastringes sich schon lange vor der Ausbildung der Membranverdickungen von den Chromatophoren der umliegenden parenchymatischen Zellen unterscheiden. Schon im zweitjüngsten Internodium erschienen die Leukoplasten bei Anwendung der Altmann'schen Tinktionsmethode innerhalb der Bastcambiumzellen intensiv gefärbt, während die Chromatophoren des Grundgewebes in solchen Präparaten gar nicht hervortraten.

1) Die Ausdrücke beziehen sich hier natürlich nur auf die oben angegebene Fixierung und Tinktion.

Hervorheben will ich ferner noch, dass ich die Zellen des Bastringes stets stärkefrei fand, während in jugendlichen Internodien speziell die dem Bastring nach aussen angrenzenden Zellen durch Stärkereichtum ausgezeichnet sind.

3. Das Assimilationsgewebe des Blattes und Stengels und das den Zentralcylinder des Stengels von Tradescantia albiflora zum grössten Teile erfüllende parenchymatische Speichergewebe enthält intensiv grün gefärbte Chloroplasten. Dieselben werden zwar nach den oben beschriebenen Säurefuchsin-Tinktionsmethoden ebenfalls deutlich gefärbt, werden aber doch bei starkem Auswaschen meist schneller entfärbt, als die Leukoplasten. Dass die Chloroplasten ferner in jugendlichen Blättern durch Säurefuchsin gar nicht gefärbt werden, wurde bereits oben bemerkt.

Es mag sodann bereits an dieser Stelle hervorgehoben werden, dass man bei Anwendung der beiden Säurefuchsin-Tinktionsmethoden innerhalb der Zellen des Assimilationsgewebes ausser den Chloroplasten noch andere intensiv gefärbte Körper antreffen wird, die in vieler Beziehung mit den Leukoplasten übereinstimmen und auch leicht mit diesen verwechselt werden können. Eine eingehendere Besprechung werden diese Körper in der vierten Abhandlung dieses Heftes finden, in dem auch die Unterschiede derselben von den Leukoplasten besprochen werden sollen.

4. Das Leitbündelsystem besteht bei Tradescantia albiflora aus stammeigenen Bündeln, die dem bereits erwähnten rudimentären Bastringe eingebettet sind, und aus den Blattspursträngen, die im zentralen Teile des Stengels verlaufen [1]). Während nun die ersteren den normalen Gefässbündelbau der Monocotylen zeigen, stimmen die letzteren mehr mit denen der typischen Wasserpflanzen überein und besitzen im ausgebildeten Stengel meist gar keine trachealen Elemente mehr, indem ein grosser Luftgang die Stelle derselben einnimmt (cf. Fig. 13, Taf. I.).

---

1) Cf. de BARY. Vergl. Anatomie p. 279 u. f.

Leukoplasten finden sich nun bei den zentralen Gefässbündeln nur innerhalb der parenchymatischen Zellen, die den grossen Luftgang in einer ununterbrochenen Schicht umgeben und auch den Siebteil vollständig einhüllen. Die stammeigenen Gefässbündel enthalten dagegen Zellen mit gleichen Eigenschaften einerseits in der Umgebung der Gefässe und anderseits zwischen den Siebröhren und den Zellen des Bastringes, wo sie jedoch keine ununterbrochene Scheide bilden. Die Leukoplasten fallen in allen diesen Zellen, deren Membranen, beiläufig bemerkt, stets unverholzt sind, bei der Tinktion mit Säurefuchsin sofort in die Augen und zeigten mir stellenweise auch eine deutliche körnige Struktur.

Die Leukoplasten des Gefässbündels stimmen ferner auch insofern mit den bisher besprochenen überein, dass sie bei Anwendung der Säurefuchsin-Tinktionsmethoden schon in sehr jugendlichen Zellen sehr intensiv gefärbt werden. Allerdings treten sie innerhalb der Gefässbündel stets erst in etwas älteren Partien hervor als in der Epidermis und ich konnte wiederholt innerhalb bereits deutlich erkennbarer Cambiumstränge keine Spur von gefärbten Leukoplasten beobachten. Immerhin beginnt die Tinktionsfähigkeit der Leukoplasten stets schon vor der Ausbildung der ersten trachealen Elemente und bevor die Chromatophoren der umgebenden parenchymatischen Zellen die ersten Spuren von Rotfärbung zeigen. So enthielt z. B. das zweitjüngste Blatt in der Höhe des Stammscheitels nur in dem Cambium des mittleren Gefässbündels intensiv gefärbte Leukoplasten.

Hervorheben will ich schliesslich noch, dass die Leukoplasten enthaltenden parenchymatischen Zellen des Gefässbündels, ebenso wie die des Bastringes, stets stärkefrei sind. Auch bei Pflanzen, die wochenlang dem direkten Sonnenlichte ausgesetzt waren und in den Markzellen fast ganz mit grossen Stärkekörnern erfüllt waren, liess sich in den Leukoplasten des Gefässbündels keine Spur von Stärke nachweisen. Ebenso fand ich auch in jugendlichen Blatt- und Stengelteilen niemals Stärke in den genannten Zellen, während gerade in den angrenzenden Zellen die Stärke-

bildung zu beginnen pflegt. Ich sah die Stärke nämlich im Blatt gewöhnlich zuerst in den an das Gefässbündel grenzenden Mesophyllzellen auftreten, im Stengel dagegen in den auf der Aussenseite der Bastcambiumzellen gelegenen Parenchymzellen.

3. Verbreitung der Leukosomen im Gewächsreich und Funktion derselben.

Nach den mir zur Zeit vorliegenden Untersuchungen scheinen die kugeligen Einschlüsse der Leukoplasten innerhalb des Gewächsreiches keineswegs eine grosse Verbreitung zu besitzen. So fand ich zunächst, dass dieselben nicht einmal bei allen Tradescantia-spec. angetroffen werden, und zwar suchte ich dieselben vergebens bei allen denjenigen Arten, die im hiesigen botanischen Garten im Freien kultiviert werden: Tradescantia ciliata, rosea und virginica. Ebenso verhielten sich ferner auch die verwandten Arten Commelyna coelestis und C. clandestina. Bei allen genannten Arten kommen zwar ebenfalls gänzlich farblose Leukoplasten innerhalb der Epidermis vor, dieselben erscheinen aber bei der Beobachtung des lebenden Materials stets völlig homogen und lassen auch bei Anwendung der beiden Säurefuchsin-Tinktionsmethoden keine Körnchenstruktur erkennen. Erwähnenswert scheint mir nun noch in dieser Beziehung, dass die Leukoplasten dieser Arten bei Anwendung der Säurefuchsin-Tinktion B durch Wasser viel schneller ausgewaschen werden, als die leukosomenhaltigen Leukoplasten und sich in dieser Hinsicht ungefähr ebenso verhalten, wie die Chloroplasten.

Im Gegensatz zu den genannten Arten fand ich nun Leukoplasten mit deutlichen Leukosomen ausser bei den bereits erwähnten Gattungen Tradescantia discolor (Fig. 5, Taf. I.) und Tr. albiflora (Fig. 6, Taf. I.) bei Zebrina pendula (Fig. 8, Taf. I.) und Spironema fragrans (Fig. 7, Taf. I.). Allerdings sind die Leukosomen bei den drei letztgenannten Arten häufig nicht so leicht zu erkennen, wie bei Tradescantia discolor, da bei ihnen die Leukoplasten in den meisten Fällen neben den Mikrosomen noch

Stärkekörner enthalten, die sich im lebenden Material nicht immer sicher von jenen unterscheiden lassen. Diese Unterscheidung gelingt aber mit Leichtigkeit bei Anwendung der oben beschriebenen Tinktionsmethoden. Namentlich bei der Fixierung von Tangentialschnitten mit alkoholischer Sublimatlösung und bei der Tinktion nach der Methode B treten die Leukosomen als stark gefärbte Körper in schönster Weise zwischen den gänzlich farblosen Stärkekörnern hervor. Letztere sind natürlich bei der Beobachtung in Wasser am besten sichtbar. Die Leukosomen sind bei dieser Art meist nur in geringer Zahl, zu 2—3, in jeder Zelle vorhanden. Bei Tradescantia albiflora fand ich jedoch auch 4 oder 5 Leukosomen innerhalb eines Leukoplasten (s. Fig. 6, Taf. I.).

Ausser den genannten Arten habe ich nun eine allerdings nicht gerade sehr grosse Anzahl anderer Gewächse, die den verschiedensten Familien angehörten, auf das Vorhandensein von leukosomenhaltigen Leukoplasten innerhalb der Blattepidermis geprüft. Da jedoch alle diese Untersuchungen bislang zu einem negativen Ergebnis geführt haben, so kann schon jetzt als sicher gelten, dass wir es in der Leukosomenstruktur jedenfalls nicht mit einer allgemein verbreiteten Erscheinung zu thun haben. Trotzdem schien es mir der Mühe wert, der Frage nach der etwaigen Funktion dieser Körper etwas näher zu treten. Leider bin ich jedoch bisher auch in dieser Beziehung nur zu negativen Resultaten gelangt. Es zeigte sich zunächst, dass das Licht keinen nachweisbaren Einfluss auf die Leukosomen ausübt: auch nach 15tägiger Verdunkelung einer Topfpflanze von Tradescantia albiflora liess sich an den Leukosomen keine Aenderung der Gestalt und Grösse nachweisen.

Ebensowenig treten aber auch bei der Kultur in stickstoffreichen und stickstoffarmen Lösungen irgendwelche Verchiedenheiten im Verhalten der Leukosomen hervor. Es dienten mir bei meinen diesbezüglichen Versuchen Zweige von Tradescantia albiflora, die teils in destilliertem Wasser, teils normaler in Nährlösung gezogen waren, von denen die ersteren natürlich nach

kurzer Zeit ihr Wachstum völlig einstellten, während die letzteren sich sehr kräftig entwickelten. Auch nach 63 Tagen, innerhalb derer die Lösungen 6mal erneuert wurden, zeigten die den beiden Kulturen entnommenen Blattstücke ein ganz gleiches Verhalten der Leukosomen.

Es kann nun aus diesen Versuchen natürlich noch nicht der Schluss gezogen werden, dass die Leukosomen mit der Eiweissbildung oder -wanderung nicht in Beziehung stünden; vielmehr müssen hierüber erst noch ausgedehntere Untersuchungen sicheren Aufschluss geben. Nach dem, was wir zur Zeit über das morphologische Verhalten der Leukosomen wissen, scheint es mir übrigens das Wahrscheinlichste, dass dieselben mit den krystallinischen Proteïn-Einschlüssen der Chromatophoren, deren physiologische Bedeutung ja ebenfalls noch nicht aufgedeckt ist, in eine Kategorie gehören.

Bevor ich die Leukoplasten verlasse, mögen hier anhangsweise noch einige Beobachtungen Platz finden, die sich auf die Frage beziehen, ob allen Leukoplasten die Fähigkeit zukommt, aus löslichen Kohlehydraten Stärke zu bilden. Es scheint mir nämlich zwischen den Leukoplasten von Tradescantia albiflora und Tr. discolor ein wesentlicher Unterschied zu bestehen, insofern die letzteren die Fähigkeit, Stärke zu bilden, ganz verloren haben, während die ersteren dieselbe jedenfalls besitzen. Man findet nämlich bei Tradescantia albiflora einerseits bei allen Exemplaren, die intensiv beleuchtet waren, stets geringe Stärkemengen innerhalb der Leukoplasten, anderseits konnte ich auch die Bildung von Stärke aus Zucker, den die Blätter von aussen aufgenommen hatten, nachweisen. Dahingegen konnte ich bei Tradescantia discolor weder in der Epidermis stark beleuchteter Exemplare Stärke beobachten, noch konnte ich durch Zuführen von Zuckerlösung die Bildung derselben veranlassen. Ich will von den Versuchen, die ich in dieser Beziehung angestellt habe und die alle zu einem gleichen Ergebnis führten, nur einen an dieser Stelle etwas ausführlicher beschreiben.

Ein frisches Blatt von Tradescantia discolor wurde an Basis und Spitze mit Jodchloralhydrat auf Stärke untersucht und in der Epidermis, abgesehen von den Spaltöffnungsschliesszellen, überall stärkefrei befunden. Es kamen nun Stücke von c. 5 mm ▢ I auf Regenwasser im Licht, II. auf Regenwasser + 10 % Rohrzucker im Licht, III. auf Regenwasser + 10 % Rohrzucker im Dunkeln. Auf dieselben Lösungen kamen gleichzeitig Blattstücke von Tradescantia albiflora die von einer im Schatten erwachsenen Pflanze stammten und in der Epidermis ebenfalls völlig stärkefrei waren.

Bei der ersten Untersuchung, die nach 2 Tagen vorgenommen wurde, ergab sich, dass überall nur die Randzellen abgestorben waren. Bei den Blattstücken aus der Zuckerlösung waren zwar noch sämtliche Zellen plasmolysiert, es waren aber in denselben noch überall der Zellkern, die Leukoplasten und die meist vom Zellkern aus das Zelllumen durchsetzenden Plasmastränge sichtbar. Nach der Behandlung mit Jodchloralhydrat zeigte sich, dass bei Tradescantia discolor die Epidermis immer noch gänzlich stärkefrei war; dasselbe war bei Tradescantia albiflora bei den auf Wasser schwimmenden Blattstücken der Fall, während die auf Rohrzucker schwimmenden Stücke sowohl im Dunkeln als auch im Hellen in der Epidermis der Blattoberseite in der Nähe der Schnittfläche Stärke gebildet hatten.

Zu einem ähnlichen Ergebnis führte eine zweite nach 6 Tagen vorgenommene Untersuchung. Auch dann waren die Blattstücke von Tradescantia discolor noch ganz stärkefrei, während bei Tr. albiflora bei den auf Rohrzucker schwimmenden Stücken die Stärkebildung noch weiter nach innen vorgeschritten war und stellenweise auch die Epidermis der Blattunterseite Stärke gebildet hatte.

Wenn man nun ferner bedenkt, dass die Leukoplasten in der Epidermis von Tradescantia discolor auch während ihrer ganzen Entwicklungsperiode niemals Stärke bilden, so ist es wohl wahrscheinlich, dass dieselben die Fähigkeit der Stärkebildung

überhaupt nicht besitzen, dass ihnen vielmehr eine andere Funktion zukommt. Die andere Möglichkeit, dass wir es hier mit funktionslosen Körpern zu thun haben sollten, dürfte doch bei der starken Entwicklung, die die Leukoplasten gerade bei der genannten Pflanze zeigen, zum mindesten sehr unwahrscheinlich sein.

3.

Ueber die Chromatophoren in chlorotischen Blättern.

Das Verhalten der Chromatophoren innerhalb der chlorotischen Blätter ist, soviel mir bekannt, seit der bereits aus dem Jahre 1857 stammenden Bearbeitung dieses Themas von A. GRIES [1]) in neuerer Zeit nicht wieder eingehend untersucht worden [2]). Eine solche Untersuchung schien mir aber um so mehr geboten, als die Angaben von A. GRIES, mit der von SCHMITZ und SCHIMPER begründeten Theorie von der ausschliesslichen Vermehrung der Chromatophoren durch Teilung in direktem Widerspruch stehen. Es sollen nämlich nach den Untersuchungen des genannten Autors in den chlorotischen Blättern geformte Farbstoffträger meist ganz fehlen und eine gelbliche körnige Masse entweder die gesamte Zellmembran gleichmässig auskleiden oder vorwiegend um den Zellkern angesammelt sein. Da dies auch bei solchen Blättern der Fall sein soll, die durch Eisenzusatz zum Ergrünen zu bringen

1) Ann. des sc. nat. Bot. Ser. IV. T. VII. p. 201 sq.

2) In der vor kurzem erschienenen Abhandlung von SACHS, »Erfahrungen über die Behandlung chlorotischer Gartenpflanzen« (Arbeiten des bot. Inst. in Würzburg. Bd. III p. 433 sq.), in der andere Fragen eine ausführliche Behandlung erfahren haben, findet sich nur der sehr allgemein gehaltene Satz, dass die Chromatophoren »in den chlorotischen Blättern nicht vorhanden oder mangelhaft ausgebildet sind« (l. c. p. 434). Da jede ausführlichere Angabe fehlt, ist wohl anzunehmen, dass sich Verf. bei Aufstellung desselben mehr auf die Arbeiten von GRIES als auf eigene neuere Untersuchungen gestützt hat.

sind und dann natürlich normal grüne Chloroplasten enthalten, so müssten wir hier also, im Gegensatz zu der herrschenden Ansicht, eine Neubildung von Chromatophoren aus der Masse des Cytoplasma heraus annehmen. Die Richtigkeit dieser Annahme mit Hilfe geeigneterer Untersuchungsmethoden zu prüfen, bildet nun die Hauptaufgabe der in dieser Mitteilung niedergelegten Untersuchungen.

Als Untersuchungsmaterial dienten mir einerseits Maispflanzen, die in eisenfreien Nährlösungen kultiviert waren, andererseits verschiedene Gewächse aus dem hiesigen botanischen Garten, der bei dem diesjährigen schnellen Wachstum eine grosse Menge chlorotischer Pflanzen enthielt. Dieselben unterscheiden sich bekanntlich von den normalen Pflanzen dadurch, dass ihre Blätter entweder eine heller grüne Farbe besitzen oder bei stärkerer Chlorose mehr oder weniger dunkelgelb oder schliesslich rein weiss gefärbt sind.

Um mich nun an den betreffenden Objekten davon zu überzeugen, dass wirklich Eisenmangel die Ursache der abweichenden Blattfärbung ist, bediente ich mich der bereits vom älteren GRIES angewandten Methode und brachte auf die fraglichen Blätter Tropfen einer verdünnten Eisenlösung. Ich habe zwar ausserdem versucht, ob sich nicht in anderer Weise ein schnelleres Ergrünen würde bewirken lassen; so liess ich chlorotische Blattstücke auf verschiedene Eisenlösungen schwimmen oder stellte kurze Zweige in dieselben. Da jedoch in diesen Fällen das Ergrünen keineswegs schneller eintrat und die von der Pflanze isolierten Teile natürlich nur eine sehr beschränkte Lebensdauer besitzen, kann ich diese Methoden viel weniger empfehlen. Gute Resultate erhielt ich dagegen auch, wenn ich die an der Pflanze belassenen Blätter für einige Zeit ganz unter verdünnte Eisenlösungen tauchte (cf. Versuch 6 u. 8). Dies Verfahren dürfte dann anzuwenden sein, wenn es sich um Pflanzen handelt, deren Blätter schwer benetzt werden oder eine sehr schwer durchlässige Oberhaut besitzen. Man kann dann dadurch, dass man dieselben mit einer

frischen Schnittfläche unter die betreffende Lösung taucht, das Eindringen des Eisens leicht ermöglichen. Im allgemeinen dürfte jedoch die einfachere Methode des Betupfens den Vorzug verdienen, und zwar fand ich zu diesem Zwecke eine 1%ige Lösung von Eisenchlorid sehr geeignet. Diese tötet zwar meist die direkt unter dem Tropfen befindlichen Zellen und bewirkt alsbald eine Bräunung derselben. In der unmittelbaren Umgebung der so entstandenen braunen Flecke, die das Wiederfinden der betupften Stellen sehr erleichtern, findet dann aber nach wenigen Tagen (3—5 bei mittlerer Temperatur) ein lebhaftes Ergrünen statt, das sich je nach der Grösse der Flecken weiter ausbreiten kann.

Unterbleibt nun aber ein Ergrünen, trotzdem grössere Mengen von Eisen aufgenommen waren, so kann dies natürlich einerseits darin seinen Grund haben, dass Eisenmangel überhaupt nicht die Ursache des Chlorophyllmangels ist, oder darin, dass das betreffende Blatt durch den Eisenmangel bereits soweit geschädigt war, dass es die Fähigkeit, bei Eisenzutritt wieder zu ergrünen, verloren hatte. Fälle der ersteren Art sind in der vorliegenden Mitteilung, in der ich mich lediglich auf die durch Eisenmangel bewirkte Chlorose beschränken will, nicht berücksichtigt.

Das Hauptergebnis meiner Untersuchungen lässt sich nun kurz dahin zusammenfassen, dass in den chlorotischen Blättern fast stets scharf begrenzte Chromatophoren vorhanden sind. Es war dies sogar ausnahmslos der Fall, wenn die betreffenden Blätter noch durch nachherigen Eisenzusatz zum Ergrünen gebracht werden konnten, während in einem Falle (cf. Versuch 4), in dem die stark chlorotischen Blätter nicht mehr die Fähigkeit zu ergrünen besassen, eine gänzliche Zerstörung der Chromatophoren stattgefunden zu haben schien. Es steht somit das Verhalten der chlorotischen Blätter nach meinen Untersuchungen nicht mehr im Widerspruch mit der SCHMITZ-SCHIMPER'schen Theorie von der selbständigen Vermehrung der Chromatophoren, sondern kann vielmehr als eine neue Stütze für die Richtigkeit derselben gelten.

Es sind nun übrigens die Chromatophoren innerhalb der

chlorotischen Blätter je nach der Stärke der Chlorose und der Pflanzenart von sehr verschiedener Grösse und Färbung, insofern bei eintretendem Eisenmangel die Chromatophoren meist gleichzeitig heller und kleiner bleiben, während sie bei dem durch Eisenzusatz bewirkten Ergrünen nicht nur an Färbungsintensität, sondern auch an Grösse zunehmen. Zur Illustration dieses Verhaltens können die Figuren 6 und 7, Tafel II. dienen, welche Palisadenzellen aus einem Blatte von Cytisus alpinus darstellen und zwar Fig. 6 aus dem chlorotischen, Fig. 7 aus dem durch Eisenzusatz zum Ergrünen gebrachten Teile. Ebenso stellt Fig. 1 eine Palisadenzelle aus einem normal grünen, Fig. 2 und 3 eine solche aus verschieden stark chlorotischen Blättern dar.

Bei stärkerer Chlorose bedarf es meist schon sehr guter Objektive, um den richtigen Sachverhalt klarzulegen. In manchen Fällen war es mir überhaupt nur mit Hilfe geeigneter Tinktionsmethoden möglich, mich von der Anwesenheit von Chromatophoren in den betreffenden Zellen mit voller Sicherheit zu überzeugen.

Ausser diesen morphologischen Beobachtungen schien mir ferner auch das physiologische Verhalten der chlorotischen Chromatophoren einer Untersuchung wert, und zwar dürfte in dieser Hinsicht namentlich die Frage interessieren, inwieweit durch die Chlorose die Fähigkeit der Kohlensäurezersetzung und der Stärkebildung beeinträchtigt wird. Meine diesbezüglichen Untersuchungen sind nun allerdings noch nicht soweit abgeschlossen, um bereits ein abschliessendes Urteil über diese Frage zu gestatten. Immerhin geht aus denselben hervor, dass die Chromatophoren bei einigermassen starker Chlorose nicht nur nicht zu assimilieren, sondern nicht einmal aus von aussen zugeführtem Rohrzucker Stärke zu bilden vermögen, oder wenigstens diese Fähigkeiten in nur sehr beschränktem Masse besitzen. Blattstücke von Zea und Canna, die noch deutlich gelb gefärbt waren und schon bei der Untersuchung des frischen Materiales in allen Assimilationsgewebezellen die allerdings ziemlich schwach gefärbten Chroma-

tophoren erkennen liessen, bildeten weder bei intensiver Beleuchtung, noch dann, wenn sie entweder im Dunkeln oder im Hellen auf 10 % Rohrzuckerlösung schwammen, nachweisbare Stärkemengen (cf. Versuch 6 und 8). Ebensowenig vermochte ich mit Hilfe der Engelmann'schen Bakteriemethode eine merkliche Sauerstoffentwicklung durch die chlorotischen Blätter nachweisen. Von diesen Ergebnissen, die allerdings noch der allgemeinen Bestätigung durch ausgedehntere Versuchsreihen bedürfen, dürfte nun namentlich das Ausbleiben der Stärkebildung aus von aussen zugeleitetem Rohrzucker von Interesse sein. Die chlorotischen Chromatophoren unterscheiden sich nach dieser Beobachtung nicht nur von den normalen Chloroplasten und den meisten Leukoplasten, sondern auch von den in vielen panachierten Blättern vorkommenden schwach gefärbten Chromatophoren. Denn diese vermögen, wie neuerdings von W. SAPOSCHNIKOFF [1]) gezeigt wurde und wie ich bereits vor dem Erscheinen der Mitteilung des genannten Autors bei Zebrina pendula f. v. beobachten konnte, aus von aussen aufgenommenen Kohlehydraten ganz erhebliche Stärkemengen zu bilden [2]).

Bevor ich nun zu der Beschreibung der einzelnen Versuche und Beobachtungen übergehe, will ich noch die zum Nachweis der Chromatophoren angewandten Tinktionsmethoden kurz besprechen. Ich habe bei denselben ausschliesslich Mikrotomschnitte von ca. ½ □cm grossen Blattstücken verwandt. Zur Fixierung derselben benutzte ich mit gutem Erfolg konzentrierte alkoholische Sublimatlösung, 1 % Chromsäure und eine wässerige Lösung von 3 % Kaliumbichromat + 0,5 % Kupfersulfat. Schnitte von diesem Material lassen bei nachheriger Färbung nach der

1) Ber. d. Deut. bot. Gesellsch. 1889, Bd. 7. p. 259.

2) Es verhalten sich übrigens in dieser Beziehung keineswegs alle panachierten Blätter gleich, vielmehr findet nach meinen diesbezüglichen, zur Zeit noch nicht zum Abschluss gelangten Untersuchungen, über die ich in einer späteren Mitteilung ausführlich zu referieren gedenke, in vielen Fällen eine gänzliche Zerstörung der Chromatophoren innerhalb der albikaten Teile statt.

ALTMANN'schen Säurefuchsin-Methode (cf. p. 12) die Chromatophoren meist sehr gut hervortreten. Doch ist es in diesen Fällen notwendig, die Schnitte nur sehr kurze Zeit auszuwaschen, da sonst auch die Chromatophoren entfärbt werden, die in chlorotischen Blättern eine noch geringere Tinktionsfähigkeit zu besitzen scheinen als in normalen.

In manchen Fällen erhielt ich denn auch eine bessere Färbung der Chloroplasten bei Anwendung von Jodgrün und zwar liess ich dasselbe in konzentrierter wässeriger Lösung sehr kurze Zeit, meist wenige Sekunden oder wenigstens nicht mehr als eine Minute auf die Schnitte einwirken, spülte dasselbe dann mit Wasser ab und beobachtete in Glycerin [1]). An den so behandelten Schnitten sind vom Inhalt der Zelle fast ausschliesslich die Kerne und die Chromatophoren intensiv gefärbt und es treten die letzteren, namentlich wenn die Schnitte sehr dünn sind, sehr scharf hervor. In schwierigeren Fällen kann man übrigens die Chromatophoren vielfach dadurch noch etwas besser sichtbar machen, dass man die betreffenden Schnitte nach dem Auswaschen des Jodgrüns für ganz kurze Zeit mit einer Lösung von Bismarckbraun übergiesst. Nach dem Auswaschen desselben heben sich die grünlich-blau oder violett gefärbten Chromatophoren noch besser von der Umgebung ab. Hat das Bismarckbraun zu intensiv gewirkt, so kann man auch nach dem Auswaschen desselben noch einmal für kurze Zeit Jodgrün zusetzen und man wird so bei einiger Uebung sehr gute Doppelfärbungen erhalten. Leider ist es jedoch nicht möglich, die Jodgrün-Färbungen für längere Zeit zu konservieren, da auch in Glyceringelatine eine allmähliche Entfärbung der Präparate eintritt.

Ausser dem Jodgrün leistete mir nun endlich auch ein Gemisch von Dahlia und Bismarckbraun sehr gute Dienste. Ich verwandte eine Lösung, die 2 Teile konzentrierte wässerige Bis-

---

1) Eine Uebertragung der Schnitte in Canadabalsam ist — nach der gewöhnlichen Methode wenigstens — nicht möglich, da Alkohol die differencierende Färbung des Jodgrüns aufhebt.

marckbraunlösung, 8 Teile konz. w. Dahlialösung und 40 Teile Wasser enthielt. Dies Farbstoffgemisch liess ich kurze Zeit auf die Mikrotomschnitte einwirken, spülte dasselbe mit Wasser ab und beobachtete dann ebenfalls in Glycerin. War das Präparat zu stark gefärbt, konnte es sehr gut mit Glycerin ausgewaschen werden. Häufig fand ich es auch vorteilhaft, entweder von vornherein eine an Bismarckbraun reichere Lösung (etwa ein Gemisch der konz. Lösungen zu gleichen Teilen mit dem vierfachen Vol. Wasser verdünnt) zu verwenden oder die Schnitte, nachdem sie mit der ersten Lösung gefärbt sind, noch nachträglich mit dieser Lösung zu behandeln. Bei gut gelungenen Präparaten sind dann im Assimilationsgewebe ebenfalls allein die Chromatophoren intensiv violett gefärbt, die Kerne und Membranen rein braun. Leider lassen sich aber auch diese Färbungen nur eine beschränkte Zeit — immerhin aber einige Monate — in Glycerin oder Glyceringelatine konservieren. Die Uebertragung in Canadabalsam ist auch hier nicht ausführbar.

Ich lasse nun im folgenden eine kurze Beschreibung meiner Einzelbeobachtungen folgen, wobei ich jedoch alle für unsere Frage unwichtigen Details unerwähnt lasse.

1. Cystisus alpinus. Der ganze Strauch war chlorotisch und besass goldgelbe Blätter mit grünlicher Nervatur. Eisenchlorid, in 1 % Lösung auf die Blätter gebracht, bewirkte vollständiges Ergrünen in der Umgebung der zunächst entstandenen braunen Flecke. Die Chromatophoren sind auch in den gelben Blättern schon am lebenden Material relativ leicht sichtbar (cf. Fig. 6, Taf. II.); sie sind aber in den ergrünten Partien bedeutend dunkler und grösser (cf. Fig. 7, Taf. II.).

2. Quercus pannonica. Der ganze Baum besass hellgrüne Blätter mit etwas dunklerer Nervatur. Eisenchlorid bewirkte vollständiges Ergrünen um die braunen Flecken herum. Chromatophoren sind in allen Zellen des Assimilationsgewebes direkt sichtbar.

3. Rosa sp. Am 7/5. 89 wurden an zwei verschiedenen Rosen-

stöcken gelbfarbige Blätter mit 1 % Eisenchloridlösung betupft. Dieselben zeigten nach kurzer Zeit braune Flecken und waren am 13./5. um diese herum vollständig ergrünt, während die anderen Partien desselben Blattes noch gelb waren. Die Blätter wurden am 17./5. abgeschnitten und nach der Fixierung mit alkoholischer Sublimatlösung Mikrotomschnitte aus denselben angefertigt. Diese zeigten nach der Säurefuchsinfärbung A. in allen Zellen des Assimilationsgewebes normal gestaltete Chloroplasten und zwar differierte die Grösse derselben zwischen den Schnitten, die aus gelben und grünen Blattstücken stammten, nicht sehr stark.

4. Rosa sp. Die meisten Zweige waren derartig chlorotisch, dass ein grosser Teil der Blätter schon Mitte Juni sich zu bräunen und abzusterben anfing und es waren an denselben alle Uebergänge vorhanden von dunkelgelben zu rein weissen Blättern. Die letzteren waren stets auch erheblich kleiner als die normalen. Mikrotomschnitte von Blättern, die an den Adern hellgelb, im übrigen aber rein weiss gefärbt waren, zeigten mir bei Anwendung von Sublimatfixierung nach der Färbung mit Jodgrün in allen Zellen des Assimilationsgewebes vollkommen scharf begrenzte scheibenförmige Chromatophoren; dieselben waren zwar erheblich kleiner als im normalen grünen Blatte, hoben sich aber gegen den cytoplasmatischen Wandbeleg, dem sie eingebettet waren, stets ganz scharf ab. Ebenso liess sich bei rein weissen Blättern, die am Rande bereits abzusterben begannen, in den mittleren Partien nach der angegebenen Methode das Vorhandensein von Chromatophoren mit Sicherheit konstatieren. Dieselben waren zwar noch etwas kleiner als bei den schwächer chlorotischen Blättern, liessen sich aber nach der Färbung mit Jodgrün noch sehr gut beobachten. In der Nähe des Randes war dies jedoch nicht mehr möglich und ich glaube auch bestimmt, dass in diesen keine Chromatophoren mehr vorhanden waren. Da jedoch diese Blätter durch Betupfen mit Eisenchlorid überhaupt nicht mehr zum Ergrünen gebracht werden konnten, so

steht diese Beobachtung mit unseren obigen Erörterungen durchaus nicht im Widerspruch.

5. Zea Mays. Eine in eisenfreier Nährlösung erzogene Pflanze war 40 Tage nach der Aussaat sehr stark chlorotisch; das jüngste Blatt war fast rein weiss und begann schon an der Spitze abzusterben, während das zweitjüngste gelb, das drittjüngste etwas grünlich gefärbt war. Betupfen mit 1 % Eisenchloridlösung bewirkte an allen diesen Blättern Ergrünung um die braunen Flecken herum, dieselbe erfolgte am schnellsten an dem jüngsten Blatte. Mikrotomschnitte von vor dem Eisenzusatz abgeschnittenen Blattstücken liessen bei allen drei Blättern in allen Zellen des Assimilationsgewebes nach der Färbung mit Säurefuchsin oder Jodgrün kleine aber scharf begrenzte Chromatophoren erkennen. Dieselben sind meist bedeutend kleiner als bei normal grünen Blättern; nur in den die Gefässbündel umgebenden Zellen sind selbst im jüngsten Blatte stellenweise grössere Chromatophoren sichtbar.

6. Zea Mays. Wasserkultur. Das jüngste ausgewachsene Blatt war hellgelb mit etwas dunkler gelben Streifen. Von demselben wurde die eine Hälfte abgeschnitten und zunächst auf die Anwesenheit von Chromatophoren und Stärke geprüft. In ersterer Hinsicht ergab nun schon die Untersuchung frischer Schnitte das Vorhandensein von schwach gelblichen Chromatophoren in allen Zellen des Assimilationsgewebes (cf. Fig. 2, Taf. II.); dieselben waren namentlich in der Umgebung der Gefässbündel, wo sie meist etwas grösser waren, gut zu sehen. Mit Hilfe von Jodchloralhydrat konnte ferner die gänzliche Abwesenheit von Stärke im Assimilationsgewebe leicht nachgewiesen werden. Es wurden nun unversehrte Blattstücke, teils auf Wasser, teils auf 5 % Rohrzuckerlösung schwimmend, intensiv beleuchtet. Bei einer nach 31 Stunden stattfindenden Untersuchung dieser Blattstücke mit Jodchloralhydrat waren dieselben im Assimilationsgewebe noch gänzlich stärkefrei; dasselbe war bei einer zweiten nach 4 Tagen stattfindenden Prüfung der Fall. Nach dieser Frist zeigte

die an der Pflanze belassene Hälfte desselben Blattes, die 3 Stunden in 1‰ Eisenchloridlösung getaucht war, deutliche Spuren von Ergrünung.

7. Zea Mays. Wasserkultur. Bei der dem ganzen Aussehen nach durch Chlorose vollständig erschöpften Pflanze war das jüngste Blatt fast überall rein weiss gefärbt, nur stellenweise schwach gelblich; trotzdem ergrünte dasselbe, nachdem es mit 1% Eisenchloridlösung betupft war und ausserdem gleichzeitig der Nährlösung das gleiche Salz zugesetzt war, während die älteren gelblich gefärbten Blätter, ohne vorher deutlich zu ergrünen, alsbald abstarben. Die Untersuchung der vor dem Eisenzusatz abgeschnittenen Blattstücke ergab, dass bei allen Blättern noch Chromatophoren vorhanden waren. Dieselben waren in den gelblichen Blattstücken schon ohne Tinktionsmittel zu erkennen. Aber auch in den rein weissen Partieen des jüngsten Blattes waren nach der Färbung mit Jodgrün oder Dahlia-Phenylenbraun rundliche Chromatophoren deutlich zu erkennen. Sie waren hier stets bedeutend kleiner als der Kern und auch nur in geringer Anzahl in jeder Zelle vorhanden (cf. Fig. 3, Taf. II.).

Eine Untersuchung von Blattstücken, die nach dem Ergrünen von dem jüngsten Blatte entnommen waren, ergab, dass die Chromatophoren im Assimilationsgewebe bereits nahezu die doppelte Grösse erreicht hatten (cf. Fig. 4, Taf. II.), auch schien mir die Zahl derselben etwas zugenommen zu haben, doch habe ich hierüber keine genauen Zählungen angestellt. Durch besondere Grösse waren auch hier überall die Chromatophoren in den die Gefässbündel umgebenden Zellen ausgezeichnet (cf. Fig. 5, Taf. II.).

8. Canna Annei. Bei der in einem sehr kleinen Topfe erzogenen Pflanze war das jüngste ausgewachsene Blatt fast rein weiss mit gelben oder schwach gelbgrünen Streifen. Es wurde nun nach Entfernung der einen Blatthälfte die an der Pflanze belassene Hälfte 70 Minuten lang in eine 1% Lösung von Eisenchlorid getaucht; dieser Teil des betreffenden Blattes zeigte trotz kühler Witterung schon nach 4 Tagen deutliche Anfänge der Ergrünung.

Die sofortige Untersuchung der bei Beginn des Versuches von der Pflanze entnommenen Blatthälfte ergab, dass in allen Zellen des Assimilationsgewebes hellgelbe Chromatophoren enthalten waren. Dieselben besassen selbst an den fast rein weissen Stellen eine relativ bedeutende Grösse. Mit Jodchloralhydrat wurde ferner die Abwesenheit von Stärke im Assimilationsgewebe konstatiert, sodann wurden Stücke von dieser Blatthälfte teils auf Wasser, teils auf 5% Rohrzuckerlösung gebracht und dem hellen Tageslichte ausgesetzt. Eine Untersuchung dieser Blattstücke nach 29 Stunden und nach 4 Tagen ergab, dass dieselben weder auf Wasser noch auf Rohrzucker Stärke gebildet hatten.

9. Carya alba. Ein grosser Baum besass etwa in Meterhöhe zwei kurze chlorotische Triebe. Die an demselben befindlichen Blätter waren gelb gefärbt mit Ausnahme der Hauptnerven, die eine grünliche Färbung besassen. Um die mit 1% Eisenchlorid betupften Stellen herum war nach 8 Tagen vollständige Ergrünung eingetreten. An den chlorotischen Blattstücken liess nun schon die Untersuchung des frischen Materials in den Zellen des Palisaden- und Schwammparenchyms normal gestaltete Chromatophoren erkennen, deren Färbung eine sehr verschiedene Intensität besass, während die Grössenschwankungen nicht sehr bedeutend waren. An dem mit 1% Chromsäure fixierten Material wurde die Beobachtung durch grosse gelbliche Klumpen, die in fast allen Zellen vorhanden waren und wohl sicher auf Gerbsäure zurückzuführen sind, sehr erschwert. Immerhin waren jedoch auch an diesem nach der Färbung mit Säurefuchsin oder Jodgrün-Bismarckbraun die Chromatophoren gut sichtbar.

10. Spiraea callosa. An einem im übrigen nur stellenweise schwach chlorotischen Strauche befanden sich zwei schnell emporgewachsene Sprosse, die an ihrer Spitze sehr hellgrüne Blätter besassen. Betupfen mit 1% Eisenchloridlösung hatte an denselben nach 8 Tagen intensiv grüne Flecken hervorgerufen. In diesen waren auch am lebenden Material die Chloroplasten leicht zu erkennen. Ueber das Verhalten der mattgrünen Blätter

ergab mir aber erst die Untersuchung des mit einer wässerigen Lösung von 3% Kaliumbichromat und 0,5% Kupfersulfat fixierten Materiales sicheren Aufschluss. Die aus diesem angefertigten Mikrotomschnitte liessen nach der Färbung mit Jodgrün-Bismarckbraun oder nach der ALTMANN'schen Säurefuchsinfärbung in sämtlichen Zellen des Palisaden- und Schwammparenchyms scharf begrenzte rundliche Chromatophoren erkennen, die etwa halb so gross waren als die Kerne (cf. Fig. 8, Taf. II.).

11. Cydonia vulgaris. An einem kleinen Strauche waren die Spitzen der Zweige derartig chlorotisch, dass die jüngsten Blätter fast ganz rein weiss erschienen. Ein Betupfen derselben mit Eisenchlorid rief an denselben nach 8 Tagen eine intensive Ergrünung hervor. Da die Untersuchung der frischen Blätter zu keinem günstigen Resultate führte, wurden Stücke von einem rein weissen, höchstens ganz schwach gelblichen Blatte mit 1% Chromsäure fixiert. Mikrotomschnitte von denselben liessen, nach der Altmann'schen Methode gefärbt, in allen Assimilationszellen kleine rundliche Chromatophoren erkennen. Uebrigens war es in diesem Falle notwendig, nur relativ kurze Zeit mit Pikrinsäure auszuwaschen, da bei stärkerem Auswaschen allein die Kerne deutlich gefärbt erschienen.

12. Ribes sp. Der betreffende Strauch besass verschiedene chlorotische Spitzen. Betupfen mit 1% Eisenchloridlösung bewirkte auch an den fast rein weiss gefärbten jungen Blättern Ergrünen. Stücke von einem solchen chlorotischen Blatte wurden mit alkoholischer Sublimatlösung fixiert. Die aus diesen angefertigten Mikrotomschnitte liessen nach der Säurefuchsin-Färbung A. bei geringem Auswaschen in jeder Zelle scharf begrenzte rundliche Chromatophoren erkennen.

4.

Ueber bisher nicht beobachtete Inhaltskörper des Assimilationsgewebes.

Wie bereits S. 20 erwähnt wurde, stiess ich bei der Untersuchung der Leukoplasten von Tradescantia discolor im Assimilationsgewebe auf kugelförmige Körper, die in ihrem Verhalten gegen verschiedene Tinktionsmittel eine grosse Uebereinstimmung mit den Leukosomen zeigen. Eine weitere Untersuchung zeigte nun, dass diese Körper nicht nur in den Blättern der verschiedenen untersuchten Tradescantia spec. stets angetroffen werden, sondern auch bei sehr zahlreichen anderen Gewächsen, die den verschiedensten Familien angehören, zu finden sind. Da nun diese Gebilde ihrem ganzen Verhalten nach mit den von R. ALTMANN im Cytoplasma der tierischen Zellen beobachteten Differenzierungen übereinstimmen, will ich dieselben im folgenden, seiner Nomenklatur mich anschliessend, kurz als Granula bezeichnen. Es schien mir eine solche allgemeine Bezeichnung um so mehr geboten, als es mir zur Zeit noch nicht gelungen ist, über die Funktion derselben eine sichere Entscheidung zu treffen.

1. Nachweis und Eigenschaften der Granula.

Die Fixierung der Granula kann durch die verschiedenartigsten Fixierungsmittel bewirkt werden; unter diesen verdienen aber natürlich diejenigen den Vorzug, die bei der nachherigen Färbung die Granula am besten hervortreten lassen. In dieser Beziehung habe ich nun namentlich konzentrierte alkoholische Pikrinsäurelösung und 3% Salpetersäure [1]) als sehr geeignet befunden. Beide Flüssigkeiten lasse ich 24 Stunden auf die betreffenden Objekte einwirken und wasche sie dann gründlich im fliessenden Wasser aus. Ausserdem werden die Granula übrigens

1) d. h. eine Lösung, welche auf 97 Teile Wasser, 3 Volumteile chemisch reine Salpetersäurelösung vom spez. Gew. 1,3 und somit nahezu 1,5 % NO_3H enthält.

auch durch verschiedenartige Lösungen von Sublimat, Quecksilberjodid, Kaliumbichromat, Chromsäure und auch durch absoluten Alkohol fixiert. Da aber bei Anwendung dieser Fixierungsmittel und nachheriger Färbung mit Säurefuchsin meist auch die Chloroplasten und zum Teil auch die Kerne intensiv tingiert werden, sind dieselben zum Nachweis der Granula weniger zu empfehlen. Es gilt dies namentlich auch von dem absoluten Alkohol, der ja sonst natürlich der grösseren Einfachheit seiner Anwendung halber den Vorzug verdienen würde.

Zur Färbung der Granula benutzte ich bei Mikrotomschnitten die Altmann'sche Säurefuchsin-Methode (cf. p. 12), die sowohl bei der Fixierung mit Pikrinalkohol, als auch bei der mit Salpetersäure die Granula sehr viel intensiver tingiert als die viel grösseren Chloroplasten. Es ist dies namentlich dann der Fall, wenn die Schnitte stark mit Pikrinsäure ausgewaschen werden (cf. Fig. 14, 15 u. 19, Taf. I.).

Ausserdem liefern nun aber auch direkt in einer der genannten Flüssigkeiten fixierte Schnitte sehr gute Bilder. Dieselben müssen dann aber nach der zweiten der beiden oben geschilderten Tinktionsmethoden (p. 14) gefärbt werden. In den so gewonnenen Präparaten sind ebenfalls die Granula am intensivsten gefärbt. Nach starkem Auswaschen in fliessendem Wasser fand ich bei Schnitten von der Blattunterseite von Tradescantia albiflora die Chloraplasten und Kerne sogar ganz farblos, während die Granula noch intensiv rot gefärbt waren.

Die in dieser Weise sichtbar gemachten Granula zeigten mir nun im ausgewachsenen Blatte stets eine genau kugelförmige oder wenig in die Länge gestreckte rundliche Gestalt (cf. g. Fig. 14, 15, 17—19 und 22, Taf. I.).

Nur in einem Falle fand ich erhebliche Abweichungen von der Kugelgestalt und zwar in den jungen Blättern von Polypodium ireoides. Hier hatten die Granula an der Basis des Blattes ein sehr verschiedenartiges Aussehen. Sie waren bald nur in die Länge gestreckt, bald bestanden sie aus einem geraden oder

etwas gekrümmten stabförmigen Körper, der an einem oder beiden Enden verdickt war (cf. Fig. 20 u. 21, Taf. I.). Dass wir es in diesen eigentümlichen Gebilden mit Kunstprodukten zu thun haben sollten, scheint mir sehr unwahrscheinlich, da mir Präparate die aus verschiedenen gleichaltrigen Blättern stammten, und in verschiedener Weise ($HgCl_2$ und NO_3H) fixiert waren, stets gleiche Bilder gaben, während ältere Blattstücke bei gleicher Behandlungsweise normale rundliche Granula zeigten. Der letztere Umstand macht es mir auch wahrscheinlich, dass diese Körper mit den anderen in dieser Mitteilung beschriebenen Granulis identisch sind. Es ist ja möglich, dass dieselben Teilungsstadien der Granula darstellen oder dass vielleicht winzige Krystalloide die abweichende Gestalt derselben bewirken.

Ob nun aber so verschiedenartig gestaltete Granula eine grössere Verbreitung besitzen, vermag ich zur Zeit nicht zu entscheiden, da ich jugendliche Blätter bisher nur sehr wenig untersucht habe. Die Blätter von Tradescantia albiflora, von denen ich alle Entwicklungsstadien genau verfolgt habe, haben mir allerdings niemals ähnliche Bilder gegeben.

Die relative Grösse der Granula ist am besten aus den Figuren 14 und 15, Taf. I. ersichtlich, von denen die erstere eine Schwammparenchymzelle, die letztere eine Palisadenzelle aus dem Blatt von Tradescantia albiflora bei gleicher Vergrösserung darstellt. Man sieht sofort, dass die intensiv gefärbten Granula stets bedeutend kleiner sind als die Chloroplasten. Häufig erreichen sie aber die Grösse des Nucleolus und zwar ist dies namentlich in den Zellen des Schwammparenchyms der Fall, das, wie aus den im folgenden Kapitel beschriebenen einzelnen Beobachtungen ersichtlich ist, in den meisten Fällen grössere Granula enthält als das Palisadenparenchym. Im übrigen schwankt die Grösse der Granula je nach der Pflanzenart innerhalb sehr weiter Grenzen. Bei manchen sind sie so klein, dass bereits sehr gute Objektive zur sicheren Beobachtung derselben notwendig sind.

Ob zwischen der Grösse der Granula und der systematischen

Verwandschaft irgend welche Beziehungen bestehen, habe ich zur Zeit noch nicht erforscht. Jedenfalls findet man aber sowohl unter den Monocotylen wie unter den Dicotylen Pflanzen mit grossen Granulis (z. B. Tradescantia und Monstera, Aralia und Passiflora).

Ebenso wie die Grösse ist ferner auch die Anzahl der in einer Zelle enthaltenen Granula sehr verschieden. Bei Tradescantia discolor und auch bei anderen Pflanzen findet man im Schwammparenchym häufig ungefähr ebensoviel Granula als Chromatophoren (cf. Fig. 14, Taf. I.) doch wird dies Verhältnis nirgends genau innegehalten. Bei anderen Pflanzen ist die Zahl der Granula bedeutend grösser, so z. B. in der Fig. 22. Taf. I. abgebildeten Palisadenzelle von Centradenia floribunda. Im allgemeinen sind kleinere Granula auch in grösserer Menge in jeder Zelle vorhanden.

Die Lagerung der Granula innerhalb der Zelle ist ebenfalls nicht in allen Fällen gleich. Dieselben sind jedoch nur selten über den gesamten plasmatischen Wandbeleg gleichmässig verteilt; vielmehr ist meistens die Nähe der Chromatophoren bevorzugt; zuweilen sind die Granula auch um den Zellkern herum in grösserer Menge angehäuft.

Ueber die chemischen Reaktionen der Granula habe ich bisher nur mit Tangentialschnitten des Blattes von Tradescantia discolor einige Versuche angestellt. Aus denselben glaube ich jedoch bereits den Schluss ziehen zu können, dass die Granula wenn man wenigstens ausschliesslich die im Pflanzenkörper in grosser Verbreitung beobachteten Verbindungen in's Auge fasst, nur aus Proteïnstoffen (im weitesten Sinne) bestehen können.

Von den Kohlehydraten könnte man vielleicht an Stärke denken. Gegen diese spricht aber, abgesehen von anderen Reaktionen, die Gelbfärbung, die die Granula durch Jod erleiden. Diese lässt sich bei Tradescantia discolor sowohl an Schnitten die mit Alkohol fixiert sind, als auch am frischen Material leicht beobachten.

Wichtiger schien es mir, die Granula auf fettartige Körper

zu prüfen. Ich liess deshalb zunächst Schnitte längere Zeit in absolutem Alkohol verweilen; aber selbst nach 20 Tagen war keine Veränderung an den Granulis zu beobachten. Dasselbe war der Fall, als die Schnitte aus dem Alkohol in Aether, Petroläther oder Schwefelkohlenstoff übertragen waren. Auch bei längerer Einwirkung dieser Reagentien trat keine Lösung der Granula ein. Ebenso wirken endlich auch Xylol und Parafin, mit dem ja die für die Bearbeitung mit dem Mikrotom bestimmten Objekte durchtränkt werden, nicht im geringsten verändernd auf die Granula ein. Es scheint mir somit erwiesen, dass diese aus einer zu den Fetten im weitesten Sinne gehörenden Substanz nicht bestehen können.

Ausserdem wurde nun namentlich in neuerer Zeit mehrfach auf die grosse Verbreitung von Gerbstoffen innerhalb des Assimilationsgewebes aufmerksam gemacht. Es lässt sich jedoch leicht nachweisen, dass auch diese hier nicht in Frage kommen können. Ich erwähne in dieser Hinsicht nur die Fixierbarkeit der Granula durch Salpetersäure, die, wie man leicht beobachten kann, Gerbsäure mit Leichtigkeit löst.

Dahingegen stimmen die Granula in allen bisher beobachteten Eigenschaften, dem Verhalten gegen Jod, gegen Fixierungs- und Tinktionsmittel, mit denjenigen Stoffen überein, die den Zellkern und die Grundmasse der Chromatophoren und des Cytoplasmas bilden und die man auch jetzt wohl noch am besten unter dem Kollektivbegriff Proteïnstoffe im weitesten Sinne zusammenfasst. Allerdings sind die Granula auf der anderen Seite so klein, dass mir die meisten sogenannten Eiweissreaktionen keine sicheren Resultate lieferten; da diese ja aber auch im Falle des Gelingens nur eine geringe Beweiskraft besitzen, habe ich auch keine allzu grosse Mühe auf diesen Punkt verwandt.

Von grösserer Wichtigkeit schien es mir dagegen, zuverlässige unterscheidende Merkmale zwischen den Granulis und den Leukoplasten, speziell den in ihnen enthaltenen Leukosomen, aufzufinden. Ich fand dieselben in dem ungleichen Verhalten

gegen Fixierungsmittel und zwar können in dieser Hinsicht namentlich 1% Ameisensäure und 5% Kaliumbichromatlösung gute Dienste leisten. Wenn diese nämlich 24 Stunden lang auf Schnitte von den betreffenden Pflanzenteilen einwirken, so werden die Granula gut fixiert, während die Leukoplasten entweder ganz oder bis auf geringe missgestaltete Reste zerstört werden. Uebrigens werden die Granula nach der Fixierung durch eine der genannten Flüssigkeiten bei der nachherigen Säurefuchsin-Tinktion B. keineswegs so scharf gefärbt, als nach der Fixierung durch Salpetersäure oder Pikrinsäure. Sie werden vielmehr nach der Fixierung mit Ameisensäure oder Kaliumbichromat meist fast gleichzeitig mit den Chloroplasten ausgewaschen. Immerhin habe ich mich aber doch bei Schnitten durch die Blattunterseite von Tradescantia discolor mit voller Sicherheit davon überzeugen können, dass die Granula im Schwammparenchym stets erhalten waren; in manchen Präparaten, bei denen das Auswaschen gerade im günstigsten Momente unterbrochen war, fand ich sogar die Granula stellenweise noch intensiv gefärbt, während die Chloroplasten schon völlig entfärbt waren.

Nach dem Auffinden dieser Unterschiede schien mir nun eine Gefahr der Verwechslung der Granula mit irgend einem bekannten Inhaltskörper der Pflanzenzelle nicht mehr vorhanden zu sein. Ob nun aber auf der andern Seite die von mir als Granula bezeichneten Körper wirklich alle identisch sind, lässt sich zur Zeit leider nicht mit Sicherheit entscheiden. Ganz unmöglich war mir bei dem gänzlichen Mangel anderer Kriterien die Entscheidung dieser Frage in denjenigen Fällen, bei denen die in ihren sonstigen Eigenschaften mit den übrigen Granulis vollkommen übereinstimmenden Körper eine merklich geringere Tinktionsfähigkeit als diese besassen. Dahingegen tritt nun aber bei den meisten Gewächsen die Färbung der Granula bei Anwendung der im obigen beschriebenen Methoden mit einer solchen Präzision ein, dass ich bei dem gänzlichen Mangel irgend welcher Anhaltspunkte für die gegenteilige Ansicht sehr geneigt

bin, dieselben wirklich für identisch zu halten, wenn ich auch zur Zeit die Möglichkeit des Gegenteils noch zugeben muss.

Die Frage, ob Körper, die mit unseren Granulis identisch sind, auch ausserhalb des Assimilationsgewebes vorkommen, habe ich zwar ebenfalls bereits in Angriff genommen, da die diesbezüglichen Untersuchungen aber noch nicht zum Abschluss gelangt sind, muss ich mir über diesen Punkt weitere Mitteilungen vorbehalten und will an dieser Stelle nur noch bemerken, dass die Granula bei Tradescantia albiflora ohne grosse Mühe auch innerhalb der parenchymatischen Zellen des Stengels beobachtet werden können (cf. g. Fig. 18, Taf. I.). Ferner gelang mir mit Hilfe der Altmann'schen Tinktionsmethode der Nachweis der Granula auch innerhalb der Mesophyllzellen sehr junger Blätter (cf. g. Fig. 17, Taf. I.).

Schliesslich möchte ich in diesem Abschnitte noch einen Einwurf kurz besprechen, den man vielleicht gegen die in dieser Mitteilung niedergelegten Beobachtungen erheben könnte. Da ich mich nämlich bei der Beobachtung der Granula fast ausschliesslich an fixiertes und tingiertes Material gehalten habe, so dürfte namentlich für den mit den neueren Beobachtungsmethoden weniger Vertrauten der Verdacht nahe liegen, dass wir es hier überhaupt nur mit Kunstprodukten zu thun haben möchten. Eine solche Annahme scheint mir nun aber schon dadurch völlig ausgeschlossen, dass die als Granula bezeichneten Körper nicht nur stets mit grosser Konstanz innerhalb derselben Pflanzen beobachtet werden, sondern auch innerhalb entsprechender Zellen stets eine sehr weitgehende Uebereinstimmung bezüglich ihrer Zahl und Grösse zeigen. Uebrigens habe ich wenigstens bei den Blättern von Tradescantia albiflora und discolor auch am lebenden Material innerhalb der Zellen des Schwammparenchyms farblose Körper beobachtet, die eine bedeutend schwächere Lichtbrechung als die in den Chloroplasten enthaltenen Stärkekörner zeigten und ihrer äusseren Erscheinung nach ganz mit den durch die beschriebenen Tinktionsmethoden sichtbar gemachten Granulis über-

einstimmten (cf. g Fig. 16, Taf. I.). Es scheint mir somit nicht der geringste Zweifel an der thatsächlichen Existenz der Granula innerhalb der lebenden Zelle begründet zu sein.

Dass es übrigens bei alleiniger Benutzung des lebenden Materials nicht möglich ist, zwischen den verschiedenen farblosen körnigen Einschlüssen des Cytoplasmas irgend welche sichere Unterscheidungen zu treffen, dass vielmehr die Tinktionsmethoden hier in erster Linie zu Rate gezogen werden müssen, scheint mir so einleuchtend, dass ich eine jede weitere Diskussion in dieser Hinsicht für überflüssig halte.

2. Verbreitung der Granula.

Da ich bei dem Suchen nach Granulis bei den meisten Gewächsen ein positives Ergebnis erhielt, habe ich mich bei den vorliegenden Untersuchungen, die nur den Zweck hatten, über die Verbreitung der Granula zur Orientierung zu dienen, meist damit begnügt, von einem einzigen ausgewachsenen aber noch völlig gesunden Blatte nach einer der oben beschriebenen Methoden Präparate anzufertigen und auf Granula zu untersuchen. Es können somit auch diejenigen Fälle, in denen k e i n e Granula beobachtet wurden, nicht allzu schwer in's Gewicht fallen. Es schien mir aber auch nicht zweckmässig, diese Fälle schon jetzt einer eingehenderen Untersuchung zu unterziehen; vielmehr glaube ich die Frage, ob es überhaupt Pflanzen gibt, die im Assimilationsgewebe ganz frei von Granulis sind, erst dann in Angriff nehmen zu sollen, wenn es gelungen ist, über die Funktion und Entstehungsbedingungen der Granula einigen Aufschluss zu erlangen. So sehe ich denn auch den Zweck des vorliegenden Kapitels nur darin, den Nachweis zu liefern, dass die Granula zum mindesten eine sehr grosse Verbreitung innerhalb der Pflanzenwelt besitzen.

Die Richtigkeit dieser Behauptung dürfte daraus zur Genüge hervorgehen, dass von den untersuchten Phanerogamen bei 31 Familien, 43 Gattungen und 46 Arten mit Sicherheit Granula nachgewiesen werden konnten, während dieser Nachweis nicht

gelang oder zweifelhaft war bei 5 Familien, 9 Gattungen und 9 Arten.

Ebenso wie bei den Phanerogamen sind auch bei den Pteridophyten Granula sehr häufig anzutreffen, während ich bei Moosen und Algen bisher vergeblich darnach gesucht habe.

Die in der nachfolgenden Aufzählung enthaltenen Angaben beziehen sich nun, falls nicht das Gegenteil ausdrücklich bemerkt ist, auf Beobachtungen, die an Mikrotomschnitten gemacht sind, die mit alkoholischer Pikrinsäure fixiert und nach der Altmann'schen Methode tingiert waren.

Bezüglich der Anordnung der Phanerogamen habe ich mich dem Index Generum Phanerogamorum von Durand (Bruxelles 1888) angeschlossen und ich will nur noch bemerken, dass ich mich bezüglich der Bestimmung der untersuchten Pflanzen auf die Etiquetten des hiesigen botanischen Gartens verlassen habe. Eine genaue Kontrolle derselben schien mir mit Rücksicht auf den oben ausgesprochenen Zweck dieser Untersuchungen um so weniger erforderlich, da nahe verwandte Arten meist auch ein ähnliches Verhalten bezüglich ihrer Granula zeigten.

Dicotyledones.

Berberideae. Berberis vulgaris. Gr. [1]) im SP. deutlich sichtbar, aber ziemlich klein.

Tiliaceae. Aristotelia Macquii. Gr. nicht sicher zu beobachten.

Geraniaceae, 1. Impatiens Sultani. Im A.G. stellenweise sehr kleine, verhältnismässig wenig tingierte Kugeln, ob Granula?

2. Pelargonium zonale. Im A.G. überall kleine Gr.

Rutaceae. Galipea ovata. Gr. überall sehr deutlich, ziemlich klein im P.P., sehr gross im S.P.

Crassulaceae. 1. Aeonium glutinosum. Kleine Gr. in der Umgebung der Chloroplasten.

---

1) Es bedeutet in dieser Tabelle: S P. Schwammparenchym, P.P. Palisadenparenchym, A.G. Assimilationsgewebe, Gr. Granula.

2. Bryophyllum calycinum. Kleine nicht sehr zahlreiche Gr. im A.G.

Melastomaceae. Centradenia floribunda. Ziemlich kleine Gr. in allen Zellen des A.G.

Passifloraceae. Passiflora coerulea. Gr. überall sehr scharf hervortretend, im S.P. grösser als im P.P. Auch bei der Fixierung mit 3% NO_3H waren die Granula sehr schön sichtbar.

Begoniaceae. Begonia manicata. Gr. im S.P. ziemlich gross, im P.P. klein.

Cacteae. 1. Epiphyllum magnificum. Sehr zahlreiche kleine Gr. in jeder Zelle des A.G.

2. Opuntia brachyarthra. Ebenfalls sehr zahlreiche kleine Gr. im A.G.

Araliaceae. 1. Hedera Helix. Gr. im S.P. mit Sicherheit zu beobachten, im P.P. ?.

2. Aralia Sieboldi. Relativ grosse Gr. im S.P. und im P.P.

Cornaceae. Aucuba japonica. Mittelgrosse Gr. in allen grünen Zellen.

Lobeliaceae. Lobelia fulgens. Schnitte, die mit alkoholischer Sublimatlösung fixiert und nach der Methode B gefärbt waren, liessen in allen Zellen des A.G. mittelgrosse Gr. erkennen.

Oleaceae. Osmanthus aquifolius. Namentlich im S.P. ziemlich grosse Gr. sichtbar.

Apocynaceae. Nerium Oleander. Gr. im ganzen A.G. vorhanden, am grössten in den mittleren Schichten.

Boragineae. Cerinthe major. Kleine Gr. beobachtet an Schnitten, die mit alkoholischer Sublimatlösung fixiert und nach der Methode B tingiert waren.

Acantaceae. 1. Fittonia Verschaffelti. Gr. im P.P. und S.P., am grössten in der untersten Schicht des S.P.

2. Eranthemum versicolor. Im grünen Teil des Blattes überall Gr., im S.P. relativ gross.

3. Sanchezia nobilis. Gr. im S.P. ziemlich klein, im P.P. mittelgross, überall deutlich sichtbar.

L a b i a t a e. Coleus sp. Meist keine Gr. zu erkennen, ob stellenweise sehr kleine?

A m a r a n t a c e a e. Iresine Verschaffelti. Stellenweise wohl Granula vorhanden, aber nie sehr deutlich sichtbar, jedenfalls sehr klein.

P h y t o l a c c a c e a e. Rivina humilis. Kleine Gr. im P. und S.P.

P i p e r a c e a e. Peperomia magnoliaefolia. Im P.P. kleine, im S.P. grössere Gr. Auch an Schnitten beobachtet, die mit alkoholischer Sublimatlösung fixiert und dann nach der Methode B tingiert waren.

E u p h o r b i a c e a e. Croton variegatum. Mittelgrosse Gr. im P. und S.P.

U r t i c a c e a e. 1. Dorstenia Contreyerva. Mittelgrosse Gr. im S.P. Im P.P.?.

2. Ficus elastica. Schnitte, die mit 3% Salpetersäure fixiert und nach der Methode B tingiert waren, zeigten im S. und P.P. ziemlich kleine aber zahlreiche Gr.

Monocotyledones.

O r c h i d e a e. 1. Cypripedium insigne. Kleine aber zahlreiche Gr. in der obersten Schicht des A.G., grössere Gr. in den tieferen Schichten. Das gleiche Resultat erhielt ich auch bei Fixierung von Schnitten mit alkoholischer Sublimatlösung und nachheriger Färbung nach der Methode B.

2. Epidendron floribundum. Mittelgrosse Gr. im P.P., sehr grosse und zahlreiche Gr. im S.P.

3. Vanilla planifolia. Mittelgrosse Gr. in allen Zellen des A.G.

Z i n g i b e r a c e a e. 1. Amomum Taraca. Kleine Gr. im S.P.

2. Maranta setosa. Kleine, ziemlich zahlreiche Gr. im P.P. und S.P.

M u s a c e a e. Musa Cavendishii. Ziemlich grosse Gr. im P.P. und S.P.

H a e m o d o r a c e a e, Sanseviera carnea. Ziemlich grosse Gr. in allen grünen Zellen.

Amaryllideac. Agave americana. Keine Gr. beobachtet.

Liliaceae. 1. Dracaena Anerleyensis. In den grünen Teilen des Blattes in allen Zellen des A.G. mittelgrosse Gr. sichtbar.

2. Chlorophytum Sternbergianum. Kleine verhältnismässig nicht sehr stark gefärbte Kugeln überall im A.G., ob Gr.?

3. Phormium tenax. Keine Granula sichtbar, wahrscheinlich schlecht fixiert.

4. Aspidistra elatior. Ziemlich grosse Gr. in den grünen Zellen.

5. Yucca aloefolia. Keine Gr. deutlich zu erkennen.

Commelinaceae. 1. Spironema fragrans. Kleine Gr. im P.P.. grössere Gr. im S.P. Ebenso beobachtet an Schnitten, die mit alkoholischer Sublimatlösung fixiert und nach der Methode B tingiert waren.

2. Tradescantia discolor. Gr. im S.P. grösser als im P.P. In gleicher Weise bei allen oben (cf. p. 39) genannten Fixierungen beobachtet.

3. Tradescantia albiflora und Zebrina pendula. Kleine Gr. im P.P., grössere im S.P. Ebenfalls bei sehr verschiedenen Fixierungen beobachtet.

Pandanaceae. Pandanus Veitchii. In dem grünen Teile des panachierten Blattes in allen Zellen des A.G. ziemlich grosse Gr. vorhanden, am grössten in den mittleren Schichten.

Aroideae. 1. Monstera deliciosa. Relativ grosse Gr. im P.P. und S.P.

2. Pothos Hookeri und P. longifolia. Bei der Fixierung von Schnitten und nachheriger Färbung nach der Methode B. in P.P. und S.P. mittelgrosse Granula sichtbar. Im letzteren etwas grösser.

3. Anthurium Scherzerianum. Wie die beiden vorigen Arten.

Cyperaceae. Cyperus alternifolius Im P.P. sehr kleine in der Nähe der Gefässbündel stellenweise etwas grössere Gr.

Gramineae. Oplismenus imbecillus. In den grünen Teilen des panachierten Blattes nur stellenweise im A.G. die Gr. deutlich zu erkennen.

Gymnospermae.

Coniferae. 1. Pinus longifolia. Keine Granula mit Sicherheit zu beobachten.

2. Kryptomeria elegans. Mittelgrosse Gr. innerhalb des ganzen A.G.

Cycadeae. Ceratozamia mexicana. Ziemlich grosse Granula im ganzen A.G. deutlich sichtbar. Ebenso bei der Fixierung von Schnitten mit 3% Salpetersäure und Tingierung nach der Methode B.

Pteridophyta.

Bei Gelegenheit der in der letzten Mitteilung dieses Heftes beschriebenen Untersuchungen konnte ich mich davon überzeugen, dass bei den echten Farnen die Granula jedenfalls ebenso verbreitet sind, als bei den Phanerogamen. Ich beschränke mich jedoch an dieser Stelle darauf, eine geringe Anzahl meiner diesbezüglichen Beobachtungen hier anzuführen.

1. Adiantum macrophyllum. Kleine Gr. in der sehr chlorophyllreichen Epidermis der Oberseite, sehr grosse Gr. in den darunter liegenden Schichten.

2. Gymnogramme Martensii. Mittelgrosse Gr. im ganzen A.G. deutlich sichtbar.

3. Asplenium nidus. Mittelgrosse Gr. in allen grünen Zellen.

4. Ceratopteris thalictroides, Blatt mit reifen Sporangien. Keine Gr. zu erkennen.

5. Pteris serrulata. Gr. namentlich im S.P. sehr deutlich zu erkennen.

6. Polypodium neriifolium. Gr. überall sehr deutlich, am grössten im S.P.

7. Polypodium caespitosum, P. difforme und P. rhodopleurum. Gr. in allen Zellen des A.G. gut hervortretend.

8. Selaginella Martensii. Keine Gr. beobachtet.

9. Psilotum triquetrum, ausgewachsener Stengel. Keine Granula beobachtet.

Muscineae.

Lunularia vulgaris. Thallus. Keine Gr. mit Sicherheit zu beobachten.

Algen.

Von den Algen habe ich zunächst mehrere nicht näher bestimmte Arten von Spirgyra, Zygnema und Oedogonium untersucht. Weder bei der Fixierung mit alkoholischem Sublimat, noch bei der mit konz. Pikrinsäure oder 3% Salpetersäure konnten irgend welche den Granulis entsprechende Körper nachgewiesen werden. Dahingegen wurden bei allen den genannten Fixierungen durch Säurefuchsin die Proteïnkerne der Pyrenoide sehr intensiv tingiert; bei längerem Auswaschen mit fliessendem Wasser gelang es sogar ziemlich leicht, Präparate zu erhalten, bei denen ausschliesslich die Pyrenoide intensiv rot gefärbt waren.

Von pyrenoidfreien Algen habe ich sodann eine Chara sp. untersucht. Ich fand hier an dem mit Salpetersäure fixierten Materiale nach Anwendung der Tinktionsmethode B. bei einigermassen starkem Auswaschen ausschliesslich sehr verschiedengestaltige grosse rundliche Klumpen intensiv gefärbt. Dieselben schienen in dem strömenden Teile des Cytoplasmas, jedenfalls innerhalb der Chloroplastenschicht zu liegen und waren namentlich in grösseren Blattzellen in beträchtlicher Menge anzutreffen. Ueber die Natur dieser Körper müssen erst weitere Untersuchungen eine Entscheidung herbeiführen; dass dieselben aber mit den Granulis identisch sein sollten, scheint mir bei der bedeutenden Grösse und abnormen Gestalt derselben unwahrscheinlich.

3. Funktion der Granula.

Die grosse Verbreitung der Granula lässt es a priori wahrscheinlich erscheinen, dass dieselben irgend eine wichtige Funktion im Chemismus des pflanzlichen Organismus besitzen. Es liegt auch wohl die Annahme nahe, dass dieselben zu der Eiweiss-

bildung oder -speicherung in irgend einer Beziehung stehen. Ich unterlasse es jedoch, die in dieser Hinsicht vorhandenen Möglichkeiten weiter auszumalen, da ja eine sichere Entscheidung über die Richtigkeit der verschiedenen möglichen Hypothesen doch nur durch exakte experimentelle Untersuchungen herbeigeführt werden kann, Leider ist es mir nun aber zur Zeit noch nicht möglich gewesen, umfassendere Untersuchungen in dieser Hinsicht anzustellen, obwohl die beiden mehr zur vorläufigen Orientierung dienenden Versuche eine gewisse Beziehung zwischen der Grösse der Granula und der Stickstoffnahrung nicht unwahrscheinlich machen.

Bei dem ersten derselben wurden kurze Zweigspitzen von Tradescantia albiflora teils in destilliertem Wasser, teils in einer 5°/o Nährsalz enthaltenden Normallösung kultiviert. Letztere wurde ungefähr jeden 10. Tag erneuert. Die erste Untersuchung entsprechender Blattstücke fand nach 29 Tagen statt, innerhalb derer die verschiedenen Zweige bereits erhebliche Differenzen in ihrem Wachstum erkennen liessen. Die betreffenden Blattstücke wurden in alkoholischer Pikrinsäure fixiert und die aus denselben angefertigten Mikrotomschnitte nach der Altmann'schen Methode gefärbt. Ich fand dann bei den Schnitten, die von den im destillierten Wasser erzogenen Pflanzen stammten, im Schwammparenchym mittelgrosse, wenig zahlreiche Granula, während dieselben im Palisadenparenchym ganz fehlten. Dahingegen enthielten in den Schnitten von den Pflanzen aus Nährlösung Palisaden- und Schwammparenchym sehr zahlreiche mittelgrosse Granula.

Bei einer zweiten Untersuchung derselben Pflanzen, die nach weiteren 35 Tagen in gleicher Weise vorgenommen wurde, zeigten die Schnitte von denen aus dem destillierten Wasser nur stellenweise sehr winzige Granula, während die Pflanzen von der Normallösung, die sich inzwischen sehr mächtig entwickelt hatten, in allen Zellen des Schwammparenchyms ziemlich grosse Granula erkennen liessen.

Einen zweiten Versuch habe ich sodann mit Zweigspitzen

von Zebrina pendula angestellt. Dieselben kamen teils in Normallösungen von 1‰ und 10‰ Salzgehalt, teils in eine stickstofffreie, sonst aber ebenso zusammengesetzte Nährlösung von 2‰. Die nach 28 Tagen in derselben Weise wie bei dem vorigen Versuche ausgeführte Untersuchung ergab, dass die Blätter von den Pflanzen aus der 1‰ Normallösung, die am lebhaftesten gewachsen waren, im Schwamm- und Palisadenparenchym sehr zahlreiche aber auch sehr kleine Granula enthielten. Die Pflanzen aus der Nährlösung 10‰, die weniger gut gewachsen waren, zeigten in den genannten Geweben zwar ebenfalls sehr zahlreiche aber beträchtlich grössere Granula. Den Pflanzen aus stickstofffreier Nährlösung, deren Sprosse trotz guter Bewurzelung nur äusserst wenig gewachsen waren, fehlten im Palisadenparenchym Granula gänzlich und auch im Schwammparenchym waren bedeutend weniger Granula vorhanden als bei den erstgenannten Pflanzen.

Nach beiden Versuchen scheint also in der That eine gewisse Beziehung zwischen der Grösse der Granula und der Menge der gebotenen Nährstoffe — nach dem zweiten speziell des gebotenen Stickstoffs — zu bestehen. Ich gedenke nun in allernächster Zeit durch umfassendere Versuchsreihen die Richtigkeit dieser Annahme zu prüfen. Es scheinen mir diese Untersuchungen um so lohnender, da sie vielleicht einiges Licht auf die Morphologie und Physiologie der Eiweissbildung innerhalb des pflanzlichen Organismus werfen könnten.

Bemerken will ich schliesslich noch, dass das Licht auf die Grösse der Granula keinen direkten Einfluss auszuüben scheint. Wenigstens konnte ich bei einer Topfpflanze von Tradescantia albiflora auch nach 15tägiger Verdunkelung keine entschiedene Grössenänderung der Granula nachweisen.

5.

Ueber die Proteïnkrystalloide.

In der Blattepidermis von Polypodium ireoides sind bekanntlich bereits 1872 von G. KRAUS [1]) Proteïnkrystalloide aufgefunden. Bei einer mehr zur allgemeinen Orientierung dienenden Untersuchung derselben fand ich nun, dass bei der genannten Pflanze auch die Zellkerne Proteïnkrystalloide führen und zwar stimmen dieselben in mehrfacher Beziehung mit den zuerst erwähnten Krystalloiden so sehr überein, dass mir eine etwas umfassendere Untersuchung um so lohnender erschien, als das Vorkommen gleichartiger Proteïnstoffe in Kern und Cytoplasma oder Zellsaft bei ein und derselben Pflanze bisher jedenfalls noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen wurde. Bei einer Ausdehnung meiner Untersuchungen auf andere Pteridophyten stellte sich nun ferner heraus, dass bei diesen Proteïnkrystalloide in- und ausserhalb des Zellkerns sehr verbreitet sind, eine Thatsache, die ebenfalls einiges Interesse beanspruchen dürfte, da die Zahl der Fälle, in denen bisher Proteïnkrystalloide beobachtet wurden, namentlich soweit es sich um vegetative Organe handelt, noch ziemlich gering ist [2]). Da die Beobachtung der Proteïnkrystalloide im lebenden Material, bei dem es überhaupt nur bei stärkeren Vergrösserungen gelingt, den Zellkern inmitten der grossen Chloroplasten zu beobachten sehr schwierig ist, habe ich mich nun namentlich auch bemüht, geeignete Fixierungs- und Tinktionsmethoden für die Zellkernkrystalloide aufzufinden.

Besondere Schwierigkeiten machte mir in dieser Hinsicht die sichere Unterscheidung zwischen den Krystalloiden und den Kernkörperchen; das Auffinden eines zuverlässigen Unterscheidungsmerkmales zwischen diesen schien aber um so notwendiger

1) Pringsheim's Jahrb. f. w. Bot. Bd VIII., p 426

2) Vgl. die Zusammenstellung in ZIMMERMANN, Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle. 1888, p. 31 und 79.

als es nahe lag, an einen genetischen Zusammenhang zwischen den Nucleolen und den Krystalloiden zu denken und die Frage nach etwaigen Beziehungen zwischen diesen beiden Körpern jedenfalls berücksichtigt werden musste.

Nach zahlreichen vergeblichen Bemühungen ist es mir denn auch in der That gelungen, eine Tinktionsmethode ausfindig zu machen, die nicht nur eine sichere Unterscheidung der Krystalloide und Nucleolen ermöglicht, sondern auch den Nachweis der Krystalloide innerhalb der Chromatophoren, Proteïnkörner und im Zellsaft sehr zu erleichtern vermag.

Mit Hilfe derselben ist es mir auch bereits gelungen, ausser bei den Farnen bei einigen Phanerogamen das Vorhandensein von Krystalloiden nachzuweisen, für die das Vorkommen derselben entweder überhaupt nicht bekannt war, oder wenigstens auf ganz bestimmte Organe beschränkt sein sollte.

1. Nachweisungsmethode der Krystalloide.

Wenn es darauf ankommt, für einen bestimmten Inhaltskörper des Kernes die Frage zu entscheiden, ob wir denselben zu den Krystalloiden zu rechnen haben oder nicht, so muss natürlich in erster Linie die Gestalt desselben ausschlaggebend sein. Finden wir, dass der betreffende Körper eine regelmässige Gestalt besitzt und von lauter ebenen Flächen begrenzt ist, so wird man, ein entsprechendes chemisches Verhalten desselben vorausgesetzt, an der Krystalloidnatur desselben nicht zweifeln können. In der That findet man denn auch bei den Farnen sehr häufig sehr schöne und regelmässig ausgebildete Krystalloide. Dieselben scheinen mir, wie die von SCHIMPER näher untersuchten Krystalloide zumeist dem regulären, zum Teil aber auch dem hexagonalen Krystallsysteme anzugehören. Namentlich häufig fand ich Formen, die ich für reguläre Octaëder halten zu müssen glaubte; auch Rhombendodecaëder und hexagonale Säulen scheinen mir ziemlich verbreitet. Ich bemerke jedoch ausdrücklich, dass ich bisher den krystallographischen und physikalischen Eigenschaften

der betreffenden Krystalloide keine besondere Beachtung geschenkt habe; bei der Kleinheit derselben scheint es mir auch zweifelhaft, ob sich durch eine solche Untersuchung wesentlich neue oder für die Unterscheidung der Krystalloide wichtige Resultate würden gewinnen lassen.

Neben den erwähnten regelmässig ausgebildeten Krystalloiden findet man nun aber viel häufiger solche mit mehr oder weniger unregelmässiger Begrenzung. Es kommen in dieser Hinsicht alle Uebergänge vor, bis zu Körpern, die in ihrer Gestalt nur wenig von der Kugel abweichen. In diesen Fällen wird man bei alleiniger Berücksichtigung der äusseren Form natürlich darüber in Zweifel sein müssen, ob wir es bei den betreffenden Körpern überhaupt mit Krystalloiden zu thun haben; besitzt doch schon der Nucleolus in vielen Fällen eine nicht unerheblich von der Kugelform abweichende Gestalt.

Der Verwechslung mit fremdartigen Körpern, speziell dem Nucleolus, konnte ich nun durch Auffindung einer Tinktionsmethode vorbeugen, die speziell die Krystalloide intensiv färbt, die Nucleolen aber ungefärbt lässt. Immerhin bleibt auch bei Anwendung dieser Tinktionsmethode die Möglichkeit der Verwechslung mit anderen bisher noch nicht näher beobachteten Körpern nicht ausgeschlossen. So scheint es mir zur Zeit namentlich unmöglich, zwischen den Krystalloiden und den rundlichen Körpern oder eiweisserfüllten Vacuolen, aus denen sie höchst wahrscheinlich hervorgehen, eine sichere Unterscheidung zu finden; denn beide werden nach der gleich zu beschreibenden Methode intensiv gefärbt [1]). Eine solche Unterscheidung scheint mir aber auch nicht von sehr grosser Wichtigkeit zu sein. So ist ja namentlich für die Auffindung der physiologischen Funktion der Krystalloide

---

1) Es wäre übrigens denkbar, dass in manchen Fällen in dieser Hinsicht die Doppelbrechung oder der an künstlich gefärbten Krystalloiden vielleicht zu beobachtende Pleochroismus gute Dienste leisten könnte. Bei den regulären Krystalloiden wird sich aber natürlich auch auf diese Weise nichts erreichen lassen und es hatten auch alle meine bisher in dieser Richtung angestellten Versuche einen negativen Erfolg.

ganz belanglos, den Moment genau feststellen zu können, in dem die Verwandlung der Vacuolen in Krystalloide stattfindet. Ich werde deshalb auch im folgenden grössere rundliche Körper, die bei Anwendung der sogleich zu beschreibenden Färbungsmethode intensiv gefärbt werden, der Kürze halber als Krystalloide bezeichnen, wenn ich auch die krystallähnliche Struktur derselben keineswegs für ausgemacht halte; eine stoffliche Identität dieser Körper glaube ich dagegen, so lange nicht das Gegenteil bewiesen oder auch nur irgend wahrscheinlich gemacht ist, annehmen zu dürfen.

Eine sehr scharfe Färbung der Proteïnkrystalloide lässt sich nun durch die in der ersten Mitteilung dieses Heftes beschriebene Säurefuchsin-Tinktion B (cf. p. 14) erreichen und zwar verwandte ich zu diesem Zwecke mit bestem Erfolg Schnitte, die in alkoholischer Sublimatlösung fixiert waren. Das Säurefuchsin muss übrigens in diesen Fällen meist ziemlich lange (oft mehrere Stunden lang) in fliessendem Wasser ausgewaschen werden, bis alle anderen Zellbestandteile völlig entfärbt sind. Diese Zeit ist jedoch nicht für alle Fälle gleich; sie lässt sich aber, wenn man stets eine grössere Anzahl Schnitte gleichzeitig färbt, leicht ausprobieren. Bei gut gelungener Tinktion sind in den sonst ganz farblosen Kernen ausschliesslich die Krystalloide gefärbt und zwar sehr intensiv rot. Diese Färbung tritt natürlich am besten in Canadabalsam hervor und es ist namentlich dann, wenn die betreffenden Zellen viele stark lichtbrechende Einschlüsse wie Stärkekörner etc. enthalten, eine Uebertragung der Schnitte in Xylol oder Canadabalsam zur sicheren Beobachtung der Krystalloide notwendig.

Besonders hervorheben will ich noch einmal an dieser Stelle, dass bei Anwendung dieser Methode schon bei einigermassen starkem Auswaschen die Nucleolen stets gänzlich ungefärbt bleiben. So waren z. B. in Kernen aus dem jungen Blatt von Polypodium ireoides die farblosen Nucleolen neben den intensiv gefärbten Krystalloiden deutlich zu erkennen (cf. n. Fig. 30—35, Taf. II.).

Dasselbe habe ich im Fruchtknoten von Campanula (n. Fig. 24, Taf. II.) im Blatt von Hippuris (cf. n. Fig. 18, Taf. II.) und in zahlreichen anderen Fällen beobachtet.

Ausser nach der obigen Methode lassen sich nun ferner auch mit Hilfe der ALTMANN'schen Säurefuchsin-Tinktion (cf. p. 12) an Mikrotomschnitten die Krystalloide sehr schön sichtbar machen und zwar erhielt ich gute Färbungen bei der Fixierung mit konzentrierter wässeriger oder alkoholischer Sublimatlösung, wässeriger oder alkoholischer Pikrinsäure, 5% Kaliumbichromatlösung und Müller'scher Flüssigkeit: auch bei der einfachen Fixierung mit Alkohol treten die Krystalloide bei der nachherigen Färbung nach der Altmann'schen Methode ziemlich gut hervor. Es hat diese Methode aber den Nachteil, dass bei Anwendung derselben — namentlich in jugendlichen Zellen — häufig auch das Kernkörperchen intensiv gefärbt wird und ich habe deshalb auch meine Untersuchungen vorwiegend nach der ersten Methode angestellt.

Eine jedesmalige Vergleichung mit dem lebenden Material schien mir nicht notwendig und ich glaube auch, dass ein jeder, der sich einmal ernstlich mit der Fixierung und Tinktion von Zellkernen befasst hat, zugeben wird, dass wir es in den nach der oben beschriebenen Methode sichtbar gemachten Krystalloiden jedenfalls nicht mit Kunstprodukten zu thun haben. Ich bemerke jedoch ausdrücklich, dass ich mich bei Polypodium ireoides mit voller Bestimmtheit davon überzeugen konnte, dass Proteïnkrystalloide von gleicher Form wie am fixierten Material auch in den lebenden Zellkernen zu beobachten sind.

Sodann will ich in diesem Abschnitte noch einmal hervorheben, dass die Anwendbarkeit der im Obigen beschriebenen Tinktionsmethode keineswegs auf die Zellkernkrystalloide beschränkt ist. Vielmehr lieferte mir dieselbe auch von den innerhalb der Chromatophoren, der Proteïnkörner und des Zellsaftes vorkommenden Krystalloiden sehr distinkte Färbungen. So erhielt ich z. B. nach beiden Methoden von dem Endosperm von Ricinus communis Präparate, in denen ausschliesslich die Krystal-

loide gefärbt waren, während z. B. die krystalloidfreien Proteïnkörner von Paeonia schneller ausgewaschen wurden, als die Kerne [1]).

Bezüglich der innerhalb der Chromatophoren vorkommenden Proteïnkrystalloide habe ich bei Cypripedium insigne einige Beobachtungen angestellt und zwar lieferte mir hier namentlich die Tinktionsmethode B sehr schöne Präparate, in denen bei starkem Auswaschen die nadelförmigen Krystalloide innerhalb der völlig farblosen Chromatophoren so intensiv gefärbt waren, dass selbst die feinsten Krystallnadeln mit grösster Schärfe hervortraten (cf. Fig. 19 und 20, Taf. II.).

Ebenso stimmen aber auch die von KRAUS in der Epidermis von Polypodium ireoides beobachteten Proteïnkrystalloide, die wie wir noch sehen werden, im Zellsaft liegen, ebenso wie die bei anderen Farnen am gleichen Orte liegenden Krystalloide in ihrem Verhalten gegen die obige Tinktionsmethode mit den Zellkernkrystalloiden völlig überein. Es ist mir überhaupt bisher nicht gelungen, irgend eine unterscheidende Reaktion oder Färbungsmethode zwischen diesen beiden Arten von Krystalloiden aufzufinden und es scheint mir somit zum mindesten eine nahe stoffliche Verwandtschaft zwischen diesen beiden Körpern wahrscheinlich.

Dies gilt aber nicht in gleichem Masse bezüglich der Krystalloide und der in der vorigen Mitteilung beschriebenen Granula, die ja in ihrer starken Tinktionsfähigkeit durch Säurefuchsin übereinstimmen. Zwischen diesen besteht nämlich ein unterscheidendes Merkmal in dem ungleichen Verhalten gegen 3% Salpetersäure, die wie wir oben sahen, die Granula sehr gut fixiert, während sie die Krystalloide entweder ganz auflöst oder ihnen wenigstens die Tinktionsfähigkeit für Säurefuchsin benimmt. Dies unterscheidende Merkmal ist namentlich dann mit Vorteil zu ver-

1) Es waren übrigens im Endosperm von Paeonia etwa in der dritten bis sechsten Zellschicht einzelne Zellen durch den Gehalt an kleinen intensiv gefärbten Körpern ausgezeichnet, die zum Teil nadelförmige Fortsätze besassen. Eine eingehendere Untersuchung derselben war mir zur Zeit noch nicht möglich.

wenden, wenn es sich um Körper handelt, die ausserhalb des Kernes liegen und keine so charakteristische Gestalt besitzen, dass aus derselben Schlüsse auf die Zugehörigkeit zu den Krystalloiden gezogen werden könnten.

2. Ueber die Proteïnkrystalloide der Farne.

1. Verbreitung. Wie aus den im Folgenden mitgeteilten Einzelbeobachtungen hervorgeht, besitzen die Proteïnkrystalloide in der Familie der Farne sowohl im Zellkern als auch ausserhalb desselben eine grosse Verbreitung. Allerdings sind unter denselben besonders die Polypodiaceen im weitesten Sinne durch den Reichtum an Krystalloiden ausgezeichnet; ich habe nämlich in dieser Familie bei 19 verschiedenen Arten, die 9 verschiedenen Gattungen angehören, Krystalloide beobachten können. Ausserdem fand ich dieselben noch bei je einer Art aus der Familie der Schizaeaceen, Cyatheaceen und Parkeriaceen.

Durch eine weitere Ausdehnung dieser Untersuchungen würde sich nun übrigens unzweifelhaft noch eine bei weitem grössere Anzahl von krystalloidführenden Arten auffinden lassen; denn ich habe bisher überhaupt nur bei wenigen Arten vergeblich darnach gesucht. Ich muss es auch zur Zeit noch unentschieden lassen, ob alle diejenigen Arten, bei denen meine bisherigen Beobachtungen zu einem negativen Ergebnis geführt haben, wirklich gänzlich frei von Krystalloiden sind. Ich will mich in dieser Hinsicht darauf beschränken, im Folgenden die Namen derselben anzuführen und will an dieser Stelle nur noch erwähnen, dass sich unter denselben auch zu den Polypodiaceen gehörige Arten befinden und dass sich somit aus meinen bisherigen Beobachtungen keine Beziehungen zwischen der systematischen Einteilung und dem Vorkommen der Krystalloide ableiten lassen. Ob aber nicht derartige Beziehungen bei einer weiteren Ausdehnung dieser Untersuchungen hervortreten würden, lasse ich dahingestellt.

Was nun ferner die Verbreitung der Krystalloide in den verschiedenen Organen und Gewebesystemen der betreffenden

Pflanzen anlangt, so habe ich bisher vorwiegend die Blätter untersucht und habe bei diesen die Krystalloide entweder in sämmtlichen lebenden Zellen angetroffen, wie z. B. bei Polypodium caespitosum oder nur in bestimmten Gewebesystemen. So sind die Krystalloide z. B. bei Asplenium celtidifolium fast vollständig auf die Epidermis der Blattoberseite beschränkt, während in den meisten Fällen gerade umgekehrt das Mesophyll und speziell das Schwammparenchym reich an Krystalloiden ist.

Ausserdem fand ich nun ferner Krystalloide auch in den Zellen des Indusiums und des Stieles und der Wandung reifer Sporangien.

Beim Blattstiel konnte ich ferner ebenfalls bei verschiedenen Arten innerhalb der parenchymatischen Elemente Krystalloide beobachten. Dasselbe gilt endlich auch von dem Rhizom, in dem die Krystalloide bei Polypodium vacillans bis in die Nähe des Vegetationspunktes verfolgt werden konnten. Mit völlig negativem Resultat habe ich dagegen in den Prothallien von Polypodium Dryopteris und Asplenium viride nach Krystalloiden gesucht.

Schliesslich sei an dieser Stelle noch erwähnt, dass die Krystalloide bei den meisten Arten innerhalb des Zellkernes gefunden wurden; nur bei 4 Arten beobachtete ich dieselben ausschliesslich ausserhalb desselben. Bei zwei Arten lagen die Krystalloide teils innerhalb teils ausserhalb des Kernes; doch kommen dieselben auch hier niemals in ein und derselben Zelle sowohl innerhalb als auch ausserhalb des Kernes vor, vielmehr waren die verschiedenen Arten von Krystalloiden stets auf verschiedene Gewebe verteilt. So fand ich z. B. bei Polypodium ireoides niemals innerhalb der Epidermiszellen Zellkernkrystalloide, während im Mesophyll die Krystalloide ausschliesslich im Kern beobachtet wurden.

Ich gebe nun im Folgenden eine kurze Zusammenstellung der einzelnen Beobachtungen, die, falls nicht anderweitige Angaben gemacht werden, an Schnitten ausgeführt wurden, die mit konzentrierter alkoholischer Sublimatlösung fixiert und nach der Säurefuchsin-Tinktionsmethode B tingiert waren. Ich beginne mit denjenigen Arten, bei denen Proteïnkrystalloide gefunden wurden

und zwar habe ich dieselben in alphabetischer Reihenfolge zusammengestellt.

1. Adiantum makrophyllum. Blatt. Im Schwammparenchym zahlreiche mittelgrosse rundliche oder längliche Krystalloide in jedem Kerne (cf. Fig. 26, Taf. II.).

2. Alsophila australis. 1. Blättchenstiel. In jeder parenchymatischen Zelle ein einziges oder wenige Krystalloide ausserhalb des Kernes, meist aber in dessen Nähe. Dieselben sind meist rundlich, zuweilen etwas gestreckt und kantig begrenzt.

2. Blatt. Krystalloide in jeder Mesophyllzelle sichtbar, soweit dieselben nicht durch braune Fällungen ganz undurchsichtig gemacht sind; dieselben liegen hier ebenfalls ausserhalb des Kernes.

3. Aneimia phyllitidis. Ausgewachsenes Blatt. Ein einziges oder wenige ziemlich kleine Krystalloide stellenweise in den Kernen der Schwammparenchymzellen.

4. Aspidium falcatum. Blatt. In jeder Zelle des Schwammparenchyms sind ausserhalb des Zellkernes, in dem niemals Krystalloide beobachtet wurden, einer oder mehrere stark gefärbte Körper sichtbar. Die grösseren sind häufig eckig und nicht selten etwas in die Länge gestreckt, die kleineren meist völlig kugelförmig. Sie liegen in jeder Zelle meist dicht zusammen und auch in der Regel in der Nähe des Zellkernes (cf. Fig. 15, Taf. I.).

5. Aspidium lucidum. Steriles Blatt. In jeder Mesophyllzelle 1, selten 2 mittelgrosse Krystalloide ausserhalb des Kernes aber meist in der Nähe desselben, ausserdem häufig 2—3 kleinere kugelförmige Körper.

6. Aspidium molle. Blatt. In allen Mesophyllzellen zahlreiche meist ziemlich kleine Krystalloide innerhalb der Kerne (cf. Fig. 13, Taf. II.).

7. Asplenium alatum. Die Kerne in den Epidermiszellen der Blattoberseite und in den Zellen des Indusiums enthalten zahlreiche teils rundliche, teils octaëderähnliche Krystalloide. Bei den Mesophyllzellen befinden sich stellenweise — namentlich in der Umgebung der Gefässbündel — ausserhalb des Kernes teils deut-

lich eckige, teils rundliche Körper, die wohl sicher als Krystalloide aufzufassen sind.

8. Asplenium celtidifolium. a. Sehr altes Blatt mit entleerten Sporangien, grossen Adventivknospen und zum Teil schon braunen Flecken. An 5 grossen jedenfalls gut gefärbten Schnitten wurde weder in der Epidermis noch im Mesophyll ein einziges Krystalloid beobachtet.

b. Etwas jüngeres Blatt mit reifen Sporangien und jungen Adventivknospen. Krystalloide in grosser Menge in den Kernen der Sporangienwand und in den Zellen des Stieles. Sonst wurden nirgends Krystalloide beobachtet, obwohl speziell die Epidermis an 7 grossen Tangentialschnitten genau durchsucht wurde.

c. Junges Blatt mit jungen noch farblosen Sporangien und ganz ohne Adventivknospen. In jeder Epidermiszelle der Blattoberseite enthält der Kern 1—3 mittelgrosse Krystalloide, die meist 6eckig begrenzt sind. Im Mesophyll ganz vereinzelt kleine Krystalloide.

9. Asplenium diversifolium. Blatt. Namentlich in der Epidermis zahlreiche meist nahezu rundliche Krystalloide in jedem Kern. Vereinzelt grössere Krystalloide in den Mesophyllzellen.

10. Asplenium nidus. Blatt. Zahlreiche Krystalloide in den Zellkernen des Mesophylls, häufig langgestreckte, ausserdem auch octaëderförmige. Dieselben sind am grössten in der Umgebung der Gefässbündel und in den mittelsten Schichten des Blattes; sie fehlen in der Epidermis. Die Beobachtung gelang auch sehr schön an Mikrotomschnitten von Sublimatmaterial, die nach der Altmann'schen Methode gefärbt waren (cf. Fig. 14, Taf. II.).

11. Blechnum brasiliense. Blatt. In jeder Mesophyllzelle befindet sich ausserhalb des Kernes ein relativ grosses, meist nahezu völlig kugelförmiges, häufig aber auch etwas in die Länge gestrecktes und kantig begrenztes Krystalloid, in dessen unmittelbarer Nähe häufig eine oder mehrere ebenfalls stark tingierte Kugeln. Die Kerne sind überall frei von Krystalloiden.

12. Blechnum fraxineum. Blatt. Die Kerne in den Mesophyll-

zellen enthalten zahlreiche teils rundliche, teils eckige Krystalloide von mittlerer Grösse.

13. Ceratopteris thalictroides. Blatt mit jungen Sporangien. Bis zu 8 nahezu kugelförmige, aber meist doch etwas eckige Krystalloide in den meisten Kernen des Mesophylls. Beobachtung auch an Mikrotomschnitten von Sublimatmaterial, die nach der Altmann'schen Methode gefärbt waren (cf. Fig. 17, Taf. II.).

14. Nephrolepis tuberosa. Junges Blatt mit noch völlig farblosen Sporangienanlagen. Im Mesophyll enthalten die relativ kleinen Zellkerne sehr zahlreiche kleine rundliche Krystalloide. Sie sind jedoch nicht gut zu beobachten, da Sublimat eine braune Fällung im Zellsaft bewirkt, die überdies noch Säurefuchsin speichert und schwer auszuwaschen ist.

15. Phegopteris crenata. Blatt mit unreifen Sporangien. Namentlich in der Epidermis der Blattunterseite und der untersten Mesophyllschicht ziemlich grosse und schön ausgebildete Krystalloide, meist in geringer Anzahl. Ebenso im Indusium. Im Blattstiel wurden keine Krystalloide beobachtet.

16. Polypodium caespitosum. a) Ausgewachsenes Blatt. Fast in jedem Kern sind zahlreiche teils längsgestreckte, teilweise auch stark gekrümmte Krystalloide sichtbar (cf. Fig. 11 und 12, Taf. II.). Beobachtung auch an Mikrotomschnitten von Sublimatmaterial.

b) Junges Blatt. Auch in den jungen noch nicht ausgewachsenen Teilen sind in den Epidermiszellen gestreckte Krystalloide sichtbar. Beobachtung an Mikrotomschnitten von Sublimatmaterial.

17. Polypodium difforme. Blatt. Sehr zahlreiche grosse Krystalloide in jedem Zellkern. Beobachtung auch sehr gut an Mikrotomschnitten von Blattstücken, die mit alkoholischer Pikrinsäure fixiert waren (Tinktion nach Altmann).

18. Polypodium ireoides. Blatt. Die ausserhalb des Kernes gelegenen Krystalloide werden im Blatt nur innerhalb der Epidermiszellen angetroffen; sie sind jedoch auch hier wie schon KRAUS (l. c.) hervorgehoben hat, selbst bei ein und derselben

Pflanze keineswegs in allen Blättern zu finden und zwar gelang es mir bisher nicht, irgend welche Gründe für das verschiedene Verhalten äusserlich ganz gleichartig aussehender Blätter aufzufinden. Im allgemeinen scheinen allerdings die Krystalloide in den jüngeren Blättern am meisten verbreitet zu sein. Das letztere gilt auch von den innerhalb der Mesophyllzellen zu beobachtenden Zellkern-Krystalloide, die häufig eine sehr regelmässige Octaëderform zeigen, selten etwas in die Länge gestreckt sind (cf. Fig. 9 und 10, Taf. II.).

19. Polypodium loriceum. a) Blatt. In der Epidermis der Blattunterseite und dem Schwammparenchym finden sich zahlreiche zum Teil sehr regelmässige Krystalloide in jedem Kerne.

b) Junger Blattstiel. Die später zu Stereïden werdenden Zellen enthalten langgestreckte Kerne mit zahlreichen Krystalloiden. In den Parenchymzellen, die zum Teil sehr schöne karyokinetische Figuren zeigen, wurden ganz vereinzelt kleine rote Kugeln beobachtet, jedoch niemals an sich teilenden Kernen.

c) Alter Blattstiel. Die Parenchymzellen enthalten meist ein, selten mehrere ziemlich kleine Krystalloide.

20. Polypodium rhodopleurum. Blatt. Zahlreiche zarte, häufig stäbchenförmige Krystalloide in jedem Kern. Beobachtung an Mikrotomschnitten von Sublimatmaterial.

21. Polypodium vacillans. a) Rhizomspitze. Abgesehen von den allerjüngsten Zellen sind in fast allen Kernen der Grundgewebezellen Krystalloide sichtbar. In vielen findet sich nur ein einziges oder wenige mit sehr schön regelmässiger Octaëderform; in anderen Kernen sind kleine rundliche Körper enthalten, oft in sehr grosser Anzahl und gruppenweise zusammengelagert. Diese beiden Arten von Kernen finden sich in unmittelbar benachbarten Zellen, sowohl in jüngeren als auch in älteren Teilen des Rhizomes.

b) Aelteres Rhizomstück, mehre cm von der Spitze entfernt. Kerne meist ohne Krystalloide, nur vereinzelt 1 oder 2 octaëderähnliche Krystalloide oder nur wenige kleine kugelförmige Körper in den Kernen.

22. Pteris serrulata. Blatt mit reifen Sporangien. Im Indusium enthalten alle Kerne entweder zahlreiche rundliche und kleine oder 1—3 sechseckige grosse Krystalloide. Letztere finden sich auch in der Wandung der reifen Sporangien. In den übrigen Teilen des Blattes wurden keine Krystalloide beobachtet.

23. Woodwardia radicans. Blatt. In jedem Kerne der Schwammparenchymzellen sehr zahlreiche und grosse, teils octaëderförmige, teils sechseckige Krystalloide (cf. Fig. 16, Taf. II.). In der Epidermis kleinere.

Im Gegensatz zu den soeben beschriebenen Arten habe ich nun bei Anwendung der gleichen Methoden keine Krystalloide beobachtet bei folgenden Farnen:

1. Allosurus rotundifolius. Blatt mit reifen Sporangien.

2. Davallia Tyermanni. Weder im alten Rhizom, noch im alten Blatt Krystalloide gefunden.

3. Didymochlaena laciniata. Blattstiel und junges Blatt.

4. Gymnogramme calomelanos. Blatt.

5. Hypolepis Dicksoniana. Altes Blatt und Blattstiel.

6. Osmunda regalis. Altes Blatt.

7. Ophioglossum vulgatum. Blatt.

Ausserdem habe ich noch bei verschiedenen anderen Pteridophyten vergeblich nach Krystalloiden gesucht, namentlich bei Psilotum triquetrum, Selaginella Martensii und Marsilia quadrifoliata. Ich habe bei keinem derselben irgendwelche Gebilde gefunden, die zu den Krystalloiden gerechnet werden könnten. Ebenso erhielt ich endlich auch ein negatives Resultat bei den beiden untersuchten Blättern von Cycadeen (Zamia integrifolia und Ceratozamia mexicana).

2. Entwicklungsgeschichte der Zellkernkrystalloide.

Die Entwicklungsgeschichte der Zellkernkrystalloide spielt sich, wie bereits oben erwähnt wurde, höchst wahrscheinlich in der Weise ab, dass im Zellkern zunächst kleine Körnchen oder eiweisserfüllte Vacuolen auftreten, die in ihrer stofflichen Zu-

sammensetzung mit den Krystalloiden übereinstimmen oder ihnen wenigstens sehr nahe stehen, dass diese Körper dann zu grösseren Kugeln zusammenfliessen, aus denen durch eine Art von Krystallisationsprozess die von mehr oder weniger ebenen Flächen begrenzten Krystalloide hervorgehen, die sich aber später natürlich noch durch Apposition oder Intussusception vergrössern können.

Meine diesbezüglichen Beobachtungen habe ich namentlich an jungen Blättern von Polypodium ireoides angestellt, von denen Tangentialschnitte mit alkoholischer Sublimatlösung fixiert und dann nach der Säurefuchsin Methode B gefärbt wurden. Es zeigten mir zunächst Schnitte durch den noch eingerollten Teil eines sehr jungen Blattes bei starkem Auswaschen mit fliessendem Wasser nur in den Kernen der langgestreckten, später mechanisch wirksamen Zellen intensiv rot gefärbte Einschlüsse und zwar fanden sich in unmittelbar benachbarten Kernen entweder zahlreiche kleine Kugeln, die oft gruppenweise zusammenlagen (cf. Fig. 30 bis 32, Taf. II.) oder weniger zahlreiche grössere Kugeln (cf. Fig. 33) oder endlich Körper, die durch ihren gradlinigen Umriss bereits deutlich als Krystalloide charakterisiert waren (cf. Fig. 34 und 35, Taf. II.). Die letzteren waren meist nur in geringer Zahl in jedem Kerne vorhanden. Da nun andere gefärbte Körper in diesen Kernen gänzlich fehlen und, wie ich noch ausdrücklich hervorheben will, in denjenigen Kernen, die deutliche Krystalloide enthielten, niemals jene kleinen gefärbten Kugeln angetroffen wurden, so scheint mir der genetische Zusammenhang dieser Körper zum mindesten in hohem Grade wahrscheinlich. Müsste man doch im entgegengesetzten Falle die ganz unwahrscheinliche Annahme machen, dass das Verschwinden jener Körnchen stets mit dem Auftreten der Krystalloide zusammenfiele.

Dasselbe Resultat lieferten mir ferner auch Schnitte von einem älteren, aber noch nicht völlig entfalteten Blatte. Es wurden hier bei Anwendung derselben Präparationsmethoden innerhalb der Mesophyll- und Epidermiszellen Kerne mit sehr zahlreichen

kugeligen Einschlüssen angetroffen, die bald ziemlich gleichmässig in der gesamten Kernmasse verteilt waren, bald gruppenweise zusammenlagen. Es scheint mir nicht zweifelhaft, dass aus ihnen ebenfalls die auch hier schon stellenweise zu beobachtenden Krystalloide hervorgehen.

Für die Richtigkeit dieser Annahme sprechen endlich auch die bereits beschriebenen Beobachtungen am Rhizom von Polypodium vacillans (cf. p. 65).

3. Nachweis der Krystalloide im Zellsaft.

Während man wohl bis vor Kurzem allgemein annahm, dass die ausserhalb des Kernes und der Chromatophoren befindlichen Krystalloide sämtlich im Cytoplasma enthalten wären, wurde bekanntlich neuerdings von WAKKER [1]) für mehrere Fälle der Nachweis geliefert, dass die Krystalloide sicher im Zellsaft entstehen. Es schien mir deshalb auch eine diesbezügliche Untersuchung der betreffenden Krystalloide der Farne von Interesse. Ich habe mich jedoch in dieser Beziehung bisher auf die Untersuchung der Epidermiszellen von Polypodium ireoides beschränkt; dieselbe führte zu dem Resultate, dass die Proteïnkrystalloide hier ebenfalls im Zellsaft enthalten sind.

Um diesen Nachweis zu führen, bediente ich mich zunächst der von Wakker eingeschlagenen Methode und beobachtete an Tangentialschnitten von dem frischen Blatte die Bewegung der Proteïnkrystalloide mit Hilfe des horizontal gelegten Mikroskopes. Dieselbe war nun allerdings in vielen Fällen etwas zitternd und ruckweise; stets aber folgten die Krystalloide, von jenen Oscillationen abgesehen, genau der Lothlinie und fielen so lange in den betreffenden Zellen hinunter, bis sie auf die dieselben nach unten hin begrenzende Membran stiessen, während der Zellkern und die Chromatophoren während dieser Zeit ihre Lage nicht merklich änderten. Wurde sodann der Objektträger umgekehrt, so trat sofort wieder eine nach unten gerichtete Bewegung ein,

1) Pringsheim's Jahrbücher f. w. Bot. Bd. 19, pag. 467.

und es wurde so der gesamte Zellraum in 1—3 Minuten durchwandert.

Ist es nun auch nicht gerade wahrscheinlich, dass eine so leichte Verschiebbarkeit innerhalb des lebenden Plasmakörpers möglich sein sollte, so schien mir diese Frage doch immerhin noch einer weiteren Bestätigung zu bedürfen, da wir ja durch die Untersuchungen von DEHNECKE [1]) und HEINE [2]) wissen, dass auch die stärkeerfüllten Chloroplasten in der sogenannten Stärkescheide unter Umständen sehr schnelle der Schwerkraft folgende Bewegungen ausführen und ebenfalls in wenigen Minuten die betreffenden Zellen in der Längsrichtung durchwandern können.

Um nun für eine Vergleichung zwischen diesen beiden Bewegungen bestimmte Anhaltspunkte zu gewinnen, beobachtete ich zunächst die Bewegung der Chloroplasten innerhalb der Stärkescheide ebenfalls mit Hilfe des horizontal gelegten Mikroskops und zwar benutzte ich zu diesem Zwecke tangentische Längsschnitte aus dem Stengel von Phaseolus multiflorus. In diesem erreichten die Chloroplasten bei Zellen mittlerer Länge in 15—20 Minuten die gegenüberliegende Wandung. Eine genaue Vergleichung der in den verschiedenen Stadien aufgezeichneten Gruppierung der Chloroplasten zeigte mir aber, dass dieselben keineswegs immer genau der Lothlinie folgen, sondern häufig auch ausgedehnte seitliche Bewegungen ausführen, ja sie können sich stellenweise sogar nach oben hin bewegen.

Es weicht also schon in dieser Beziehung die Bewegung der sicher dem Cytoplasma eingebetteten Chloroplasten nicht unerheblich von der der Proteïnkrystalloide ab. Ein bedeutend sicheres Unterscheidungsmerkmal zwischen beiden Bewegungsarten besteht aber darin, dass, wie a priori zu erwarten war, die Bewegung innerhalb des Cytoplasmas durch die Tödtung desselben z. B. durch Jod sofort sistiert wird, während die Krystalloide ihre Beweglichkeit keineswegs einbüssen. So beobachtete ich an Schnitten

1) Ueber nicht assimilierende Chlorophyllkörper. Inaug.-Diss. Bonn 1880. p. 9 seq.

2) Bericht der deut. bot. Ges. Bd. 3. 1885. p. 190.

aus dem Blatt von Polypodium ireoides, die derartig mit einer Jodjodkaliumlösung behandelt waren, dass der Plasmakörper etwas plasmolysiert und der Zellkern intensiv gelb und die Stärkekörner innerhalb der Chromatophoren dunkelblau gefärbt waren, dass die Krystalloide in den meisten Zellen eine nach unten gerichtete Bewegung ausführten. Dahingegen konnte bei Präparaten aus der Stärkescheide nach der Tödtung mit Jod auch nach 20 Minuten langer Vertikalstellung nicht die geringste Spur von Bewegung nachgewiesen werden.

Es scheint mir somit in den obigen Beobachtungen ein ausreichender Beweis für die Richtigkeit der Annahme zu liegen, dass die Krystalloide in der Epidermis von Polypodium ireoides wirklich im Zellsaft enthalten sind, und ich habe deshalb auch die nach der zweiten von Wakker angewandten Methode, der der anomalen Plasmolyse, ausgeführten Versuche, die mir für unsern Fall keine so sicheren Resultate zu liefern schienen, nicht weiter verfolgt.

Dass nun aber auch die anderen bei einigen Farnen ausserhalb des Zellkernes beobachteten Krystalloide ebenfalls im Zellsaft liegen, mag zwar nach obiger Beobachtung sehr wahrscheinlich erscheinen, immerhin bedarf diese Annahme doch noch der Bestätigung durch weitere Untersuchungen. Ebenso ist die Entwicklungsgeschichte der Zellsaftkrystalloide noch zu untersuchen.

3. Die Krystalloide der Phanerogamen.

Ueber die Verbreitung der Proteïnkrystalloide bei den Phanerogamen habe ich zur Zeit noch keine umfassenderen Untersuchungen angestellt, immerhin glaube ich auch jetzt schon zu der Annahme berechtigt zu sein, dass dieselben auch bei diesen viel häufiger vorkommen, als man nach den zur Zeit in der Litteratur vorliegenden Untersuchungen annehmen müsste. Es ist mir wenigstens bereits gelungen, bei einer Anzahl von Arten, die 3 verschiedenen Familien entstammen, Proteïnkrystalloide innerhalb der Zellkerne aufzufinden. Uebrigens scheinen auch bei den Phanero-

gamen gewisse Familien durch besonderen Reichtum an Proteïnkrystalloiden ausgezeichnet zu sein, während die Lebensweise der betreffenden Pflanzen in dieser Hinsicht weniger ausschlaggebend sein dürfte. So will ich z. B. erwähnen, dass ich selbst bei Anwendung der besten Tinktionsmethoden bei Orobanche Hederae weder im Stengel noch in der Blüte und unreifen Frucht Proteïnkrystalloide aufzufinden vermochte, obwohl doch die in physiologischer Beziehung sehr nahe stehende Gattung Lathraea, wie schon von RADLKOFER nachgewiesen wurde, sehr reich an Zellkernkrystalloiden ist. Auch bei Cuscuta europaea und Sarracenia purpurea habe ich vergeblich nach Proteïnkrystalloiden gesucht.

Ich gebe nun im Folgenden eine kurze Zusammenstellung derjenigen Arten, bei denen Proteïnkrystalloide gefunden wurden und zwar beziehen sich diese Angaben ausschliesslich auf Beobachtungen, die an Schnitten gemacht wurden, die mit alkoholischer Sublimatlösung fixiert und nach der Säurefuchsin-Methode B tingiert waren.

1. Hippuris vulgaris.

Bei dieser Pflanze scheint das Vorkommen von Proteïnkrystalloiden auf die Epidermis des Blattes und Stengels beschränkt zu sein. In ausgewachsenen Blättern fand ich fast in allen Kernen der Epidermiszellen je ein unregelmässig kantig begrenztes Krystalloid (cf. Fig. 18, Taf. II.); nur die Schliesszellen des Spaltöffnungsapparates waren stets frei davon. Ebenso verhielt sich im allgemeinen auch die Epidermis des Stengels, doch waren hier die Krystalloide nicht in allen Zellen anzutreffen. Die Krystalloide sind übrigens auch bei Hippuris von den in allen Kernen sichtbaren rundlichen Nucleolen (n Fig. 18) durch ihre intensive Färbung sofort zu unterscheiden; die Nucleolen werden nämlich auch hier schon bei relativ kurzem Auswaschen völlig entfärbt.

2. Campanulaceae.

Ueber die Proteïnkrystalloide der Campanulaceen liegt zu-

nächst eine kurze Angabe von SCHENCK [1]) in der Litteratur vor; dieser Autor beobachtete, dass in den Haaren von Campanula trachelium jeder Zellkern ein langes stabförmiges Proteïnkrystalloid enthält. Ausserdem hat aber auch bereits im Jahre 1866 A. VOGL [2]) in den meisten lebenden Zellen der Haupt- und Nebenwurzeln der nämlichen Pflanze eigenartige stäbchenförmige Körper aufgefunden, die eine verschiedene Gestalt besitzen und seitlich dem Kerne angeheftet sein sollen. Vogl beschreibt ferner auch einige Reaktionen dieser Körper, aus denen er den Schluss zieht, dass sie wesentlich aus Proteïnsubstanz und Fett bestehen.

In der That haben wir es nun auch in diesem Falle mit Proteïnkrystalloiden zu thun. Dieselben sind aber weder auf die Haare und Wurzel, noch auf die genannte Art beschränkt, vielmehr kann ich schon jetzt aus meinen Beobachtungen den Schluss ziehen, dass Proteïnkrystalloide bei den Campanulaceen eine ganz beträchtliche Verbreitung besitzen.

1. Campanula trachelium. Bei dieser Pflanze fand ich zunächst in der Epidermis der Fruchtknotenwandung der Blätter und unreifen Frucht in jedem Kerne ein grosses Krystalloid. Dieselben sind einerseits durch ihre bedeutende Grösse den übrigen Krystalloiden gegenüber ausgezeichnet, wie z. B. aus der Vergleichung der Figuren 21—24, Taf. II., die Kerne aus der Fruchtknotenwandung von Campanula trachelium darstellen, mit den bei gleicher Vergrösserung gezeichneten Kernen der Farne hervorgeht. Andererseits besitzen sie aber auch die merkwürdigsten Gestalten. Sie sind nämlich nur selten regelmässig rundlich oder einfach nadelförmig, vielmehr fast ausnahmslos an einem oder beiden Enden gekrümmt, auch wohl in der Mitte eingeknickt oder schlangenartig gewunden (cf. Taf. II., Fig. 21—24). Nur selten kommen neben den langgestreckten Krystalloiden rundliche oder octaëderähnliche innerhalb desselben Kernes vor (cf. Taf. II., Fig. 23).

1) Untersuchungen über die Bildung centrifug. Wandverdickungen. Bonner Inaug.-Diss. 1884, p. 24 Anm.

2) Pringsheim's Jahrb. f. w. Bot. Bd. V, p. 60.

Krystalloide von ähnlicher Grösse und Gestalt lassen sich nun ferner auch in der Wurzel mit Leichtigkeit beobachten und zwar sind sie hier in fast allen parenchymatischen Zellen des Holzkörpers und der Rinde zu finden. Man kann sich hier auch bei den nach der angegebenen Methode dargestellten Präparaten leicht davon überzeugen, dass die Krystalloide nicht nur äusserlich dem Kerne anhaften, wie VOGEL angibt, sondern wirklich demselben eingebettet sind und nur mit ihren feinen Spitzen aus der Kernmasse hervorragen. Ob übrigens nicht auch diese feinen Spitzen von einer dünnen Kernmembran überzogen sind, was wohl a priori sehr wahrscheinlich erscheinen dürfte, habe ich nicht untersucht.

2. Campanula persicifolia. Lange nadelförmige Krystalloide sind auch hier in der Epidermis und der subepidermalen Schicht der Fruchtknotenwandung anzutreffen und zwar fand ich dieselben sowohl im Fruchtknoten einer soeben entfalteten Blüte als auch in einer nahezu reifen Frucht. Im ersteren Falle hatten auch die Nadeln bereits die gleiche Länge wie später, nur ihr Dickendurchmesser war meist erheblich geringer.

Ganz gleiche Krystalloide fand ich ferner bei dieser Art auch im Palisadengewebe ausgewachsener Blätter. Sie waren in dem untersuchten Falle in jeder Palisadenzelle vorhanden und verliefen parallel der Streckungsrichtung der Zellen, so dass man auf Flächenschnitten durch das Blatt einen kleinen roten Kreis innerhalb der Kerne beobachtet, während auf Querschnitten die nadelförmigen Krystalloide sichtbar werden.

Endlich enthielten auch die parenchymatischen Zellen einer jungen Wurzel vereinzelt feine nadelförmige Krystalloide.

3. Campanula lamifolia. In der Epidermis der Fruchtknotenwandung einer jungen Frucht fand ich vereinzelt kleine in die Länge gestreckte Krystalloide. In der Wandung einer nahezu reifen Kapsel fehlten dieselben sogar gänzlich.

4. Campanula gummifera. Vereinzelte sehr zarte nadelförmige Krystalloide in der Epidermis der Fruchtknotenwandung.

5. Platycodon grandiflorum. Bei den nach der oben be-

schriebenen Methode behandelten Schnitten durch das Blatt trat in jeder Zelle des Palisaden- und Schwammparenchyms ein rundlicher, häufig etwas in die Länge gestreckter und eckig begrenzter Körper durch seine intensive Farbe scharf hervor, während der Kern nicht deutlich zu erkennen war. Es wurde nun ein gut ausgewaschener Querschnitt kurze Zeit (etwa $^1/_2$ Minute) in Grenacher'sche Haematoxylinlösung getaucht, dann schnell in Wasser etwas ausgewaschen und dann in der bekannten Weise in Canadabalsam übertragen. Es lässt sich an solchen Präparaten, in denen die Kerne intensiv violett gefärbt waren, während die Krystalloide meist noch ihre rote Farbe bewahrt hatten, leicht konstatieren, dass die Krystalloide hier stets ausserhalb der Kerne liegen, meist aber in unmittelbarer Nähe derselben.

Dass wir es übrigens in diesen Körpern wirklich mit Krystalloiden, jedenfalls nicht mit den in der 4ten Arbeit dieses Heftes beschriebenen Granulis zu thun haben, geht daraus hervor, dass dieselben bei der Fixierung mit 3% Salpetersäure verschwinden oder wenigstens ihre Tinktionsfähigkeit für Säurefuchsin verlieren (cf. p. 59).

3. Scrophulariaceae.

Von den Scrophulariaceen war bisher nur für Lathraea squamaria das Vorkommen von Proteïnkrystalloiden innerhalb des Zellkernes bekannt. Ich fand dieselben nun auch bei den folgenden beiden Arten, die übrigens die einzigen sind, die ich bisher von dieser Familie untersucht habe.

1. Mimulus Tilingii. Im Stengel enthalten fast alle parenchymatischen Zellen innerhalb der langgestreckten Kerne 1—3 ziemlich kleine längliche Krystalloide, ausserdem 1 oder 2 farblose Nucleolen (cf. Fig. 27, Taf. II.). Bei dem Blatte sind sowohl im Palisaden- als auch im Schwammparenchym in fast allen Kernen 1—3 Krystalloide sichtbar, die zum Teil etwas grösser sind, als im Blatte.

2. Verbascum Blattaria. Bei dem Blatte fand ich innerhalb

der Epidermis der Unterseite in fast jedem Kerne ein grösseres rundliches Krystalloid und 1—4 kleinere längliche neben dem farblosen Nucleolus (Fig. 28, Taf. II.). Innerhalb der unreifen Frucht enthielt zunächst die äussere Epidermis der Wandung fast in jedem Kerne 2—3 grosse meist langgestreckte Krystalloide (Fig. 29, Taf. II.). Kleinere Krystalloide fanden sich in den darunter gelegenen Schichten, in den Zellen der Placenta nur vereinzelt ganz kleine.

4. Allgemeines.

Ueber die physiologische Funktion der beobachteten Proteïnkrystalloide habe ich bisher noch keine umfassenderen Beobachtungen anstellen können, obwohl gerade die Farne, bei denen dieselben in so grosser Menge und Regelmässigkeit angetroffen werden, zu einer diesbezüglichen Untersuchung sehr geeignetes Material liefern dürften. Immerhin scheint es mir schon jetzt bei der grossen Verbreitung, die die Krystalloide auch in jugendlichen Zellen besitzen, sehr unwahrscheinlich, dass die Krystalloidbildung im Kerne, wie WAKKER [1]) noch neuerdings annimmt, »eine eigentümliche Desorganisation des Zellkernes anzeigen und physiologisch von geringer Wichtigkeit sein sollte«. Dass übrigens die Proteïnkrystalloide wieder im Stoffwechsel verbraucht werden können, wurde ja bereits von LEITGEB [2]) für Pinguicula und Galtonia nachgewiesen und folgt für die Farne speziell aus meinen bei Asplenium celtidifolium und Polypodium vacillans gemachten Beobachtungen. Ebenso fand ich auch in älteren Blättern von Polypodium ireoides, die schon reife Sporangien gebildet hatten, stets bedeutend weniger Proteïnkrystalle als bei jüngeren, aber bereits völlig ausgewachsenen Blättern. Bei den älteren Blättern waren nämlich fast nur in der Umgebung der Sori grössere Krystalloide anzutreffen, während in den jüngeren die Kerne des ge-

1) Pringsheim's Jahrb. f. w. Bot. Bd. 19, p. 473.

2) Mitt. d. bot. Inst zu Graz. Bd. 1, p. 120.

samten Mesophylls zahlreiche zum Teil recht grosse Krystalloide enthielten. Es kann somit nicht zweifelhaft sein, dass auch die Zellkernkrystalloide der Farne wieder in den Stoffwechsel aufgenommen werden können, über die spezielle Funktion derselben werden aber noch eingehende Experimentaluntersuchungen zu entscheiden haben.

Besonders möchte ich nun aber an dieser Stelle noch einmal auf die auffallende Beziehung zwischen den Zellkern- und den Zellsaftkrystalloiden hinweisen. Dass dieselben sich in stofflicher Hinsicht sehr wahrscheinlich zum mindesten sehr nahe stehen, wurde bereits hervorgehoben. Bemerkenswert ist es aber ferner auch, dass innerhalb verschiedener Familien die einen Arten nur innerhalb, die andern nur ausserhalb des Kernes Krystalloide führen, während bei einigen Arten beide Arten von Krystalloiden angetroffen werden, doch auch hier in verschiedenen Zellen. Es hat nach diesen Beobachtungen offenbar ganz den Anschein, als ob sich die beiden Arten von Krystalloiden gegenseitig vertreten könnten und somit auch eine gleiche Funktion besässen. Es ist somit nicht unwahrscheinlich, dass eine weitere Untersuchung dieser Körper noch zu interessanten Aufschlüssen über den Stoffaustausch zwischen den einzelnen Gliedern des Zellorganismus führen wird. Namentlich dürfte in dieser Hinsicht eine genaue Verfolgung der Entwicklungsgeschichte der Zellsaftkrystalloide, die mir bisher nicht möglich war, von Interesse sein.

Figurenerklärung.

Alle Figuren, bei denen nicht eine andere Vergrösserung angegeben ist, sind unter Anwendung von Objektiv 1/18 Homog. Immers. Zeiss und Ocular 2 mit der Camera lucida gezeichnet.

Tafel I.

Fig. 1. Dünner Schliff, in tangentialer Richtung geführt, aus dem Endosperm der Phytelephas macrocarpa.

Fig. 2. Schliff aus dem Endosperm von Raphia taedigera. (Wie Fig. 1 nach Zeichnungen von Hofmeister kopiert.)

Fig. 3. Epidermiszelle von der Blattoberseite von Tradescantia discolor, lebend gezeichnet. (Apochrom. 4 mm. Ocular 4.)

Fig. 4 und 5. Einzelne Leukoplasten ebendaher; 4 lebend gezeichnet. 5 nach der Fixierung mit alkohol. $HgCl_2$-Lösung und Färbung nach der Methode B. (1/18 H. Imm. Oc. 4.)

Fig. 6. Leukoplasten aus der Epidermis von Tradescantia albiflora; behandelt wie bei Fig. 5. (1/18 H. Imm. Oc. 4.)

Fig. 7. Leukoplasten aus der Epidermis der Blattunterseite von Spironema fragrans. Behandlung wie bei Fig. 5. (1/18 H. Imm. Oc. 4.)

Fig. 8. Zellkern und Leukoplasten aus der Blattepidermis von Zebrina pendula; behandelt wie in Fig. 5. (1/18 H. Imm. Oc. 4.)

Fig. 9—18 Tradescantia albiflora.

Fig. 9. Epidermiszellen und Spaltöffnungsschliesszellen aus einem sehr jungen Blatte. Nach einem Mikrotomschnitte gezeichnet. Fixierung alkohol. $HgCl_2$, Färbung nach Altmann. (Hom. I. 1/18, 4.)

Fig. 10. Epidermiszelle aus einem jungen Blatte. Behandlung wie in Fig. 9. (H. I. 1/18,2.)

Fig. 11 und 12. Epidermiszellen aus dem jüngsten Blatte. Behandlung wie in Fig. 9. (H. I. 1/18, 2.)

Fig. 13. Querschnitt durch ein zentrales Gefässbündel aus dem Stengel. Behandlung wie bei Fig. 9. (Apochrom. 4mm. Oc. 2.)

14. Zelle aus der untersten Mesophyllschicht. Nach einem Mikrotomschnitte; Fixierung alkoholische Pikrinsäurelösung, Färbung nach Altmann. Mit g sind wie in den folgenden Figuren die Granula bezeichnet.

Fig. 15. Palisadenzelle, Behandlung wie in Fig. 14.

Fig. 16. Zelle aus der untersten Mesophyllschicht, lebend gezeichnet.

Fig. 17. Mesophyllzelle aus einem sehr jungen Blatte. Behandlung wie in Fig. 14.

Fig. 18. Rindenparenchymzellen aus dem Stengel. Behandlung wie in Fig. 14.

Fig. 19. Mesophyllzelle von Adiantum makrophyllum. Behandlung wie in Fig. 14.

Fig. 20 und 21. Granula aus dem Assimilationsgewebe von der Basis eines jungen Blattes von Polypodium ireoides; in Fig. 20 ausserdem 2 Chloroplasten. Von Schnitten, die in alkoholischer Sublimatlösung fixiert und nach der Methode B gefärbt sind. (H. I. 1/18 Oc. 4.)

Fig. 22. Palisadenzelle von Centradenia floribunda. Behandlung wie bei Fig. 5.

Tafel II.

Fig. 1—5. Zea Mais. Fig. 1. Palisadenzelle aus einem normal grünen Blatte, Fig. 2 aus einem schwach chlorotischen Blatte. Fig. 3 aus einem stark chlorotischen Blatte. Fig. 4 aus demselben Blatte wie 3, 8 Tage nach dem Eisenzusatz, Fig. 5 Zelle aus der Gefässbündelscheide desselben Blattes, ebenfalls nach dem Eisenzusatz gezeichnet. Fig. 1 und 2 lebend gezeichnet. 3—5 nach Mikrotomschnitten. Fixierung alkoholische Sublimatlösung, Tinktion nach Altmann (1/18, 2).

Fig. 6 und 7. Palisadenzelle aus dem Blatt von Cytisus alpinus, Fig. 6 aus dem chlorotischen, Fig. 7 aus dem ergrünten Teile desselben Blattes. (1/18, 2.)

Fig. 8. Palisadenzelle aus einem chlorotischen Blatte von Spiraea callosa. (1/18,2) Mikrotomschnitt. Fixierung $Cr_2O_7K_4+CuSO_4$, Tinktion nach Altmann.

Fig. 9. Zellkerne aus dem Mesophyll von Polypodium ireoides. Nach Mikrotomschnitten; Fixierung alkoholische Pikrinsäure, Tinktion nach Altmann.

Fig. 10. Id. aus einer unmittelbar unter einem Sorus befindlichen Zelle eines Blattes. Aus einem Schnitte, der mit alkoholischer Sublimatlösung fixiert und nach der Methode B tingiert war.

Fig. 11 und 12. Zellkern aus dem Blatt von Polypodium caespitosum. 11 aus dem Mesophyll, 12 aus der Epidermis. Behandlung wie Fig. 9.

Fig. 13. Zellkern aus dem Mesophyll von Aspidium molle. Beh. wie bei Fig. 10.

Fig. 14. Kerne aus dem Mesophyll von Asplenium nidus. Beh. wie bei Fig. 9.

Fig. 15. Kern und Krystalloide aus einer Mesophyllzelle von Aspidium falcatum. Beh. wie Fig. 10.

Fig. 16. Kerne aus dem Schwammparenchym von Woodwardia radicans. Beh. wie bei Fig. 10.

Fig. 17. Kern aus einer Mesophyllzelle von Ceratopteris thalictroides. Beh. wie Fig. 9.

Fig. 18. Kerne aus der Blattepidermis von Hippuris vulgaris; n Nucleolus. Beh. wie Fig. 10.

Fig. 19. Chloroplasten und Granula aus einer subepidermalen Zelle von der Blattunterseite von Cypripedium insigne. Beh. wie in Fig. 9.

Fig. 20. Chloroplasten aus dem Mesophyll ders. Pfl. mit zarten Proteïnkrystalloiden. Beh. wie in Fig. 10.

Fig. 21—24. Kerne aus der Epidermis der Fruchtknotenwandung von Campanula trachelium; n Nucleolen. Beh. wie in Fig. 10.

Fig. 25. Kern aus dem Mesophyll eines jungen Blattes von Polypodium ireoides. Beh. wie Fig. 10.

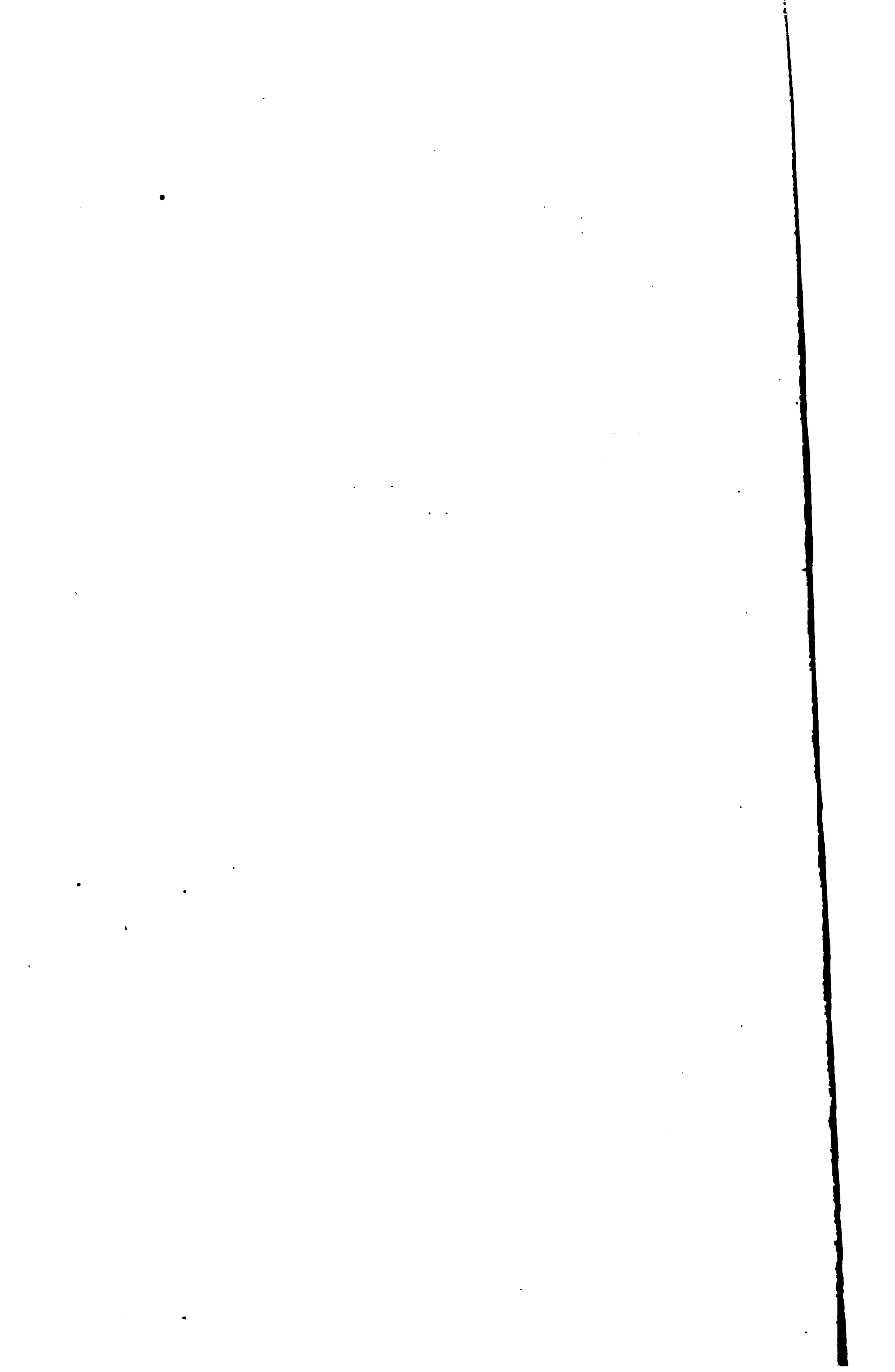
Fig. 26. Kern aus dem Schwammparenchym von Adiantum macrophyllum. Beh. wie Fig. 10.

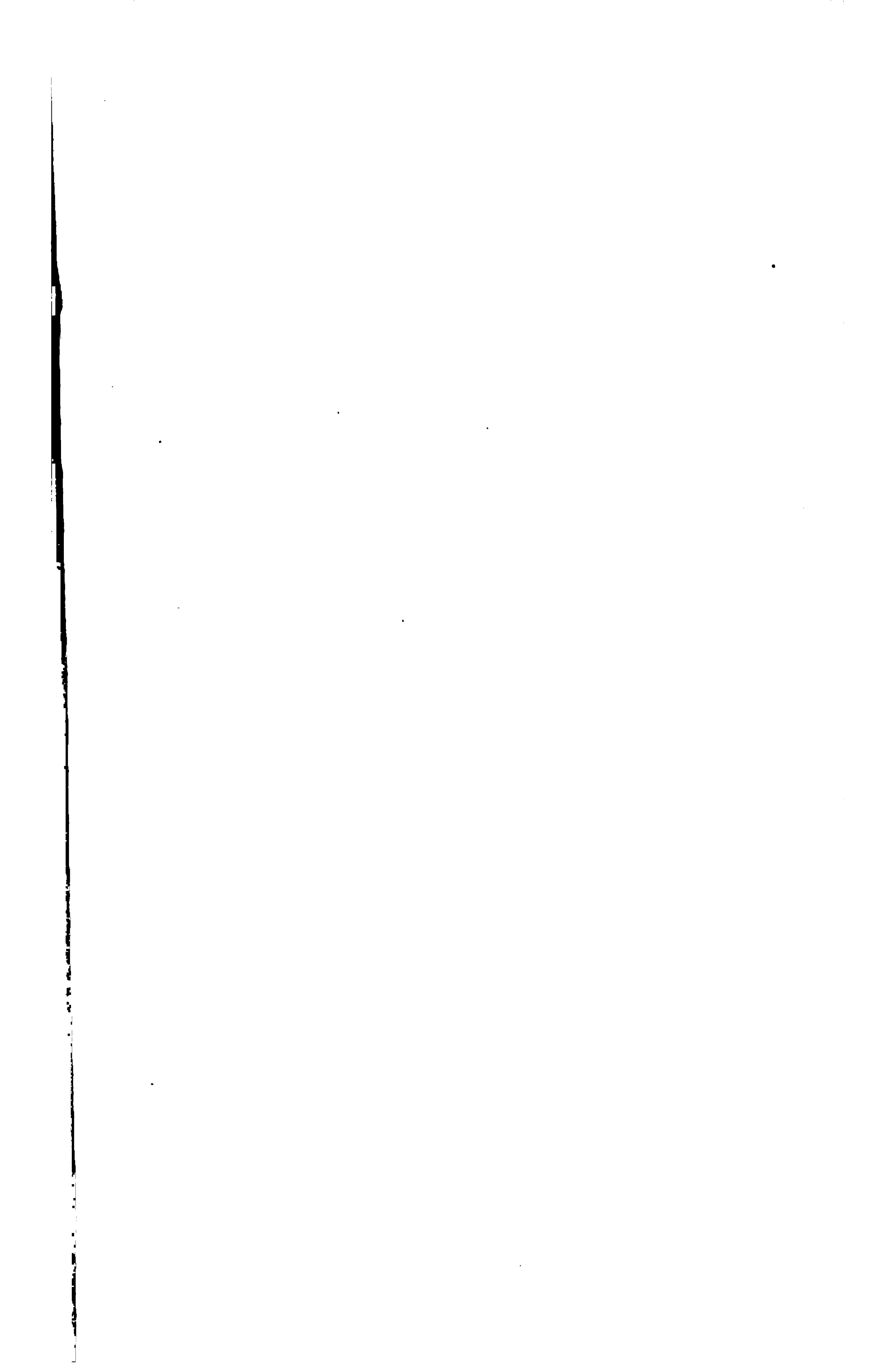
Fig. 27. Kerne aus dem Stengelparenchym von Mimulus Tilingii Beh. wie Fig. 10.

Fig. 28. Kern aus der Epidermis der Blattunterseite von Verbascum Blattaria. Beh. wie Fig. 10.

Fig. 29. Kerne aus der Epidermis der Fruchtknotenwandung derselben Pfl. Beh. wie bei Fig. 10.

Fig 30—35. Kerne aus den jugendlichen Stereomzellen eines sehr jungen Blattes von Polypodium ireoides. n Nucleolen. Beh. wie Fig. 10.





6.

Ueber die Chromatophoren in panachierten Blättern.

Als albicat sollen im Folgenden alle diejenigen Blätter oder Blattteile bezeichnet werden, welche eine heller grüne, gelbe oder weisse Färbung besitzen, die auf einem anormalen Verhalten des Chromatophorensystems (Albinismus) beruht, dessen Ursache zur Zeit noch völlig unbekannt ist.

Es sind somit zunächst alle diejenigen Fälle, in denen durch Haare, reflektierende Luftschichten oder dergl. eine weisse oder silbernschimmernde Färbung bestimmter Blattpartien hervorgebracht wird, während sich die Chloroplasten in diesen Teilen ganz normal verhalten, von dieser Bezeichnung auszuschliessen, obwohl derartige Pflanzen auch heute noch in der gärtnerischen Litteratur häufig als albicat, panachiert oder als »varietates variegatae« bezeichnet werden.

Ferner sind nach obiger Definition alle diejenigen Fälle von dem Albinismus abzutrennen, in denen durch bestimmte äussere Faktoren (Lichtmangel oder zu starke Beleuchtung, Eisenmangel etc.) eine abweichende Blattfärbung bewirkt wird. Aeusserlich sind derartige Pflanzen von den albicaten meist dadurch leicht zu unterscheiden, dass bei ihnen gewöhnlich das ganze Blatt gleichmässig von der krankhaften Veränderung ergriffen wird [1]), bei dem Albinismus dagegen fast stets nur bestimmte Teile des Blattes

1) Bei der auf Eisenmangel beruhenden Chlorose ist allerdings auch nicht selten zu beobachten, dass die um die Blattnerven herum gelegenen Partien geringere Abweichungen von der normalen Blattfärbung zeigen, so dass derartige Blätter ebenfalls ein gestreiftes oder geflecktes Aussehen besitzen.

affiziert sind, während andere ganz normal grün erscheinen. Die albicaten Blätter zeigen denn auch meist eine ganz bestimmte je nach der Art oder Varietät wechselnde Zeichnung. Infolge derselben werden dieselben gewöhnlich als panachierte Blätter bezeichnet, eine Benennung, die ich im Folgenden gleichfalls anwenden werde unter Einschränkung auf diejenigen Pflanzen, bei denen die verschiedene Blattfärbung in der That durch den in obiger Weise definierten Albinismus hervorgebracht wird. Bei manchen panachierten Pflanzen findet man nun allerdings nicht selten neben verschiedenfarbigen Blättern auch solche, die ganz weiss oder gelb gefärbt sind; natürlich gehören diese einfarbigen Blätter, bei denen die krankhafte Veränderung der Chromatophoren jedenfalls auf die gleiche Ursache zurückzuführen ist, wie bei denen, die nur teilweise von jener krankhaften Veränderung ergriffen sind, in dieselbe Kategorie wie die panachierten.

Da wir nun über die Ursachen des Albinismus noch so gut wie ganz im Unklaren sind [1]), muss es zur Zeit zweifelhaft bleiben, ob die krankhaften Veränderungen der Chromatophoren bei allen panachierten Blättern auf dieselbe Ursache zurückzuführen sind. Es deuten zwar das ungleiche Verhalten der panachierten Blätter gegen das Licht, die bisher nur bei einigen Pflanzen gelungene Uebertragung durch Pfropfung und die ebenfalls nicht bei allen Pflanzen eintretende Vererbung derselben durch Samen, sowie endlich die Altersverschiedenheiten der Blätter, an denen die ersten Spuren der Panachierung sichtbar sind, auf gewisse Verschiedenheiten zwischen den verschiedenen panachierten Pflanzen hin. Die in dieser Hinsicht vorliegenden Beobachtungen und Untersuchungen sind aber noch viel zu lückenhaft, um schon jetzt eine

---

1) Die in dieser Hinsicht in der Litteratur von verschiedenen Seiten ausgesprochenen Ansichten sind zu wenig auf exakte wissenschaftliche Beobachtungen begründet, um mir eine diesbezügliche Diskussion erforderlich erscheinen zu lassen; ebenso erscheint mir ein spezielles Eingehen auf die von andern Autoren angewandte Terminologie, die mit der im Obigen adoptierten keineswegs immer übereinstimmt, überflüssig.

sichere Unterscheidung verschiedener Arten von Panachierung oder Albinismus zu ermöglichen.

Es ist nun zunächst die Aufgabe der vorliegenden Mitteilung das gesamte morphologische Verhalten der Chromatophoren in den albicaten Teilen der panachierten Blätter klarzulegen. Dahingegen habe ich die übrigen anatomischen Eigenschaften der panachierten Blätter, wie namentlich die Verteilung der albicaten Zellen innerhalb derselben und die Verschiedenheiten, welche zwischen den albicaten und den grünen Teilen panachierter Blätter vorhanden sind, soweit nicht zum Verständnis des Mitgeteilten ein Eingehen auf Details notwendig erschien, unberücksichtigt gelassen. Es konnte dies um so mehr geschehen, da wir über diese Punkte in der Litteratur bereits zuverlässige Angaben von Hassack [1]) besitzen. Der genannte Autor hat nun allerdings auch bereits das Verhalten der Chromatophoren innerhalb der albicaten Zellen besprochen, und es liegen auch ausserdem noch einige mehr beiläufig gemachte Angaben über diesen Gegenstand in der Litteratur vor [2]). Dass aber diese Autoren das genannte Thema keineswegs erschöpfend behandelt und manches übersehen haben, dürfte aus der am Schluss dieser Mitteilung gegebenen Besprechung der einzelnen Beobachtungen, bei der auch die Beobachtungsresultate anderer Forscher aufgeführt werden, zur Genüge hervorgehen.

Im Anschluss an die rein morphologische Untersuchung der albicaten Chromatophoren habe ich dann noch einige physiologische Beobachtungen bezüglich derselben angestellt. In erster Linie schien mir in dieser Hinsicht die Frage von Wichtigkeit, ob in allen Blättern, deren albicate Teile noch der Stärkebildung fähig sind, auch noch scharf begrenzte Chromatophoren enthalten sind, wie dies nach den zur Zeit herrschenden An-

---

1) Untersuchungen über den anatomischen Bau bunter Laubblätter etc. Botan. Centralbl. 1886. Bd. 28, S. 84 u. ff.

2) Dalitzsch, Botan. Centralbl. 1886. Bd. 25, S. 252; Engelmann, Botan. Zeitung, 1887, S. 393.

sichten über den Prozess der Stärkebildung a priori wahrscheinlich war. Nun sind allerdings bekanntlich die meisten albicaten Blätter nicht im Stande, durch Assimilation des von Aussen gebotenen Kohlendioxyds Stärke zu bilden; von Saposchnikoff[1]) wurde aber bereits eine grosse Anzahl von Pflanzen aufgezählt, die auch in den albicaten Teilen Stärke zu bilden vermögen, wenn sie nach der von Böhm eingeführten Methode auf Zuckerlösung gebracht werden, so dass sie fertig gebildete Kohlehydrate in sich aufnehmen können. Die Frage, ob diese Pflanzen noch Chromatophoren in den albicaten Teilen enthalten, wurde übrigens von Saposchnikoff nicht untersucht.

Sodann war es natürlich von Interesse, zu untersuchen, ob zwischen den morphologischen Eigenschaften der Chromatophoren und ihrem physiologischen Verhalten irgendwelche Beziehungen beständen.

Endlich habe ich die Veränderungen verfolgt, welche die Chromatophoren bei der künstlichen Zufuhr von Kohlehydraten erkennen lassen.

I. Resultate.

Aus meinen Beobachtungen hat sich zunächst ergeben, dass scharf begrenzte Chromatophoren in den albicaten Zellen eine viel grössere Verbreitung besitzen, als man nach den zur Zeit in der Litteratur vorliegenden Beobachtungen annehmen müsste, dass eine gänzliche Zerstörung derselben meist nur in ganz rein weiss gefärbten Teilen älterer Blätter und auch hier keineswegs in allen Fällen stattfindet.

Die Chromatophoren können nun aber innerhalb der albicaten Teile sehr weitgehende Abweichungen von den normal grünen Chloroplasten zeigen. In erster Linie beziehen sich dieselben auf die Grösse und Farbe, und es lassen sich in dieser Hinsicht sehr verschiedene Grade des Albinismus unterscheiden. Bald sind die albicaten Chromatophoren nur wenig kleiner als die normalen,

1) Berichte d. d. bot. Gesellsch. 1889. Bd. 7, p. 259.

bald besitzen in einen nur halb so grossen oder auch noch kleineren Durchmesser als die normalen Chloroplasten. Letzteres ist z. B. in den weiss gefleckten Blättern von Richardia maculata der Fall, deren in Fig. 10 dargestellte normale Chloroplasten einen ungefähr 4mal grösseren Durchmesser besitzen als die in Fig. 11 bei gleicher Vergrösserung abgebildeten albicaten Chromatophoren. Aehnliche Grössenunterschiede beobachtete ich innerhalb der panachierten Blätter von Zea japonica f. v. (cf. Fig. 27—29).

Ebenso findet man bezüglich der Intensität der Färbung alle Uebergänge von normalem Grün bis zur gänzlichen Farblosigkeit; häufig zeigen übrigens die Chromatophoren in den albicaten Zellen in ihrer Färbung auch qualitative Abweichungen von den grünen Chloroplasten, indem sie, wie schon Engelmann [1]) ausführlicher beschrieben hat, mehr gelblich gefärbt erscheinen, als die Chromatophoren in den normal grünen Teilen [2]).

Innerhalb ein und desselben Blattes ist übrigens der Uebergang von den normalen zu den albicaten Chromatophoren meist ein sehr plötzlicher und nicht durch intermediäre Formen vermittelt. Bei manchen Gewächsen, wie z. B. Farfugium grande (Fig. 15—17) und Achyranthes Verschaffelti (Fig. 1—5) findet dagegen auch im ausgewachsenen Blatte ein ganz allmählicher Uebergang von den normalen zu den albicaten Chromatophoren statt, indem dieselben gleichzeitig immer mehr an Färbungsintensität und Grösse abnehmen.

Im Uebrigen unterscheiden sich diese Chromatophoren nicht von den normalen Chloroplasten. Sie stellen linsenförmige oder auch wohl etwas mehr kugelförmige Körper dar, die gegen das Cytoplasma hin stets scharf abgegrenzt sind, und verhalten sich auch gegen Reagentien und Tinctionsmittel ganz wie die normal grünen Chromatophoren.

---

1) l. c. p. 414.

2) Eine genauere mikrochemische oder mikrospectroskopische Untersuchung der in den albicaten Chromatophoren enthaltenen Farbstoffe habe ich, da mir die zur Zeit vorhandenen Methoden wenig Aussicht auf verwertbare Resultate zu bieten schienen, bisher unterlassen.

Ausserdem können nun aber die Chromatophoren in den albicaten Blattteilen — wie bisher ganz übersehen wurde — noch eine weitere Veränderung erleiden. Diese besteht darin, dass sich im Innern derselben eine, selten auch mehrere Vacuolen bilden, die ihnen zwar das Aussehen von in Wasser verquollenen Chloroplasten geben, die aber, wie sogleich noch ausführlicher gezeigt werden soll, sicher bereits in der lebenden Zelle vorhanden sind. Diese Chromatophoren erscheinen bei der Beobachtung frischer Schnitte in der Flächenansicht natürlich mehr oder weniger ringförmig (Fig. 5, 14 und 40); doch gewinnt man schon durch Aenderung der Einstellung den Eindruck, dass man es hier mit Hohlkugeln zu thun hat; mit Sicherheit kann man sich hiervon an Profilansichten überzeugen, bei denen die in den albicaten Chromatophoren enthaltenen Vacuolen ebenfalls nahezu kreisförmig erscheinen und in das Innere der Zelle hineinragen (Fig. 36 u. 39). Als sehr geeignetes Beobachtungsobjekt für diese Verhältnisse kann ich namentlich die panachierte Varietät von Veronica Andersoni empfehlen.

An tingierten Präparaten erscheinen diese Chromatophoren natürlich ebenfalls als gefärbte Ringe (cf. Fig. 33, Taf. 4) und sind beim Einschluss in stark brechende Medien, wie Canadabalsam, normalen Chromatophoren, die grosse Stärkeeinschlüsse enthalten, sehr ähnlich. Mit Jodlösungen kann man sich jedoch natürlich auch an Mikrotomschnitten leicht von der Abwesenheit von Stärke innerhalb derselben überzeugen.

Dass nun aber die blasenförmigen Chromatophoren ihre eigenartige Gestalt bereits im unversehrten Blatte besitzen und nicht etwa erst während der Präparation angenommen haben, ist mir, nachdem ich bei meinen Untersuchungen an Hunderten von Präparaten von lebendem und fixiertem Material stets eine ganz gleichartige Gestalt der Chromatophoren innerhalb der gleichen Objekte beobachtet habe, nicht im geringsten mehr zweifelhaft. Ich will jedoch noch ausdrücklich bemerken, dass ich innerhalb von 5 % Zuckerlösung, in der ich fast stets meine Untersuchungen von

Schnitten durch frische Blätter ausgeführt habe, bei den normalen Chloroplasten niemals ähnliche Bilder beobachtet habe; auch die albicaten Chromatophoren zeigen bei vielen Pflanzen nie die geringste Spur von Vacuolenbildung, während dieselbe bei denjenigen Pflanzen, in denen sie überhaupt auftritt, stets mit grosser Konstanz beobachtet wurde.

Ferner brachte ich Schnitte in eine 10 % Kochsalzlösung, die durch etwas Eosin rot gefärbt war. An diesen liessen sich wie nach den Untersuchungen von H. de Vries zu erwarten war, drei verschiedene Arten von Zellen unterscheiden. Zunächst solche, die während der Präparation ganz abgestorben und rot gefärbt waren, dann solche mit anormaler Plasmolyse, bei denen der Plasmakörper rot gefärbt, der Zellsaft aber farblos war und endlich solche mit normaler Plasmolyse, bei denen auch der Plasmakörper lebensfähig und farblos geblieben war. In den letzteren Zellen, die also sicher noch lebendig waren, konnte man nun stets die Vacuolen innerhalb der Chromatophoren gut beobachten; in manchen Fällen hoben sich dieselben als grosse Blasen von den kontrahierten Protoplasten ab.

Sodann haben mir auch die besten Fixierungsmittel (Sublimat und Osmiumsäure) stets ein gleiches Resultat ergeben, wie die Beobachtungen am lebenden Material, während ich bei Anwendung derselben innerhalb der normal grünen Zellen niemals ähnliche Bilder erhielt.

Endlich sind auch die Stärkekörner, welche, wie sogleich noch näher besprochen werden soll, aus künstlich zugeführtem Zucker gebildet werden, stets um die Vacuolen der blasenförmigen Chromatophoren herum gruppiert und schmiegen sich ihnen in ihrer Gestalt so sehr an, dass mir der Gedanke an ein beim Schneiden entstandenes Kunstprodukt völlig ausgeschlossen erscheint.

Ebenso lässt sich nun aber auch mit Sicherheit nachweisen, dass diese blasenförmigen Gebilde wirklich als albicate Chromatophoren aufzufassen sind. Es konnte nämlich einerseits in mehreren

Fällen durch Vergleichung jüngerer und älterer Blätter genau festgestellt werden, wie die beschriebenen Chromatophoren allmählich aus kugeligen entstehen. Bei Achyranthes Verschaffelti liess sich sogar innerhalb ein und desselben Blattes ein ganz allmählicher Uebergang von den normal grünen zu den farblosen blasenförmigen Körpern verfolgen (cf. Fig. 1—5) und es kann somit darüber, dass diese wirklich ebenfalls zu den Chromatophoren zu rechnen sind, nicht der geringste Zweifel bestehen.

Solche blasenförmige Chromatophoren finden sich nun bei sehr zahlreichen Gewächsen und sind namentlich innerhalb der rein weissen Teile ausgewachsener Blätter sehr verbreitet. In den meisten Fällen sind sie nur wenig gefärbt oder völlig farblos; Bei manchen Pflanzen besitzen sie aber auch eine ziemlich intensiv grüne Farbe, so z. B. im Blatt von Aspidistra elatior f. v. (Fig. 13).

Ueber die Ursache der merkwürdigen Vacuolenbildung ist es mir leider nicht gelungen, irgendwelche Aufschlüsse zu erlangen. Es war sogar nicht einmal möglich, über den Inhalt der betreffenden Vacuolen etwas zu ermitteln. Ich will in dieser Beziehung nur bemerken, dass sowohl am lebenden als auch am fixierten Material Jodjodkaliumlösung die Vacuolen stets gänzlich farblos erscheinen lässt; ebensowenig bewirkt Osmiumsäure bei der Einwirkung auf Schnitte durch frisches Material eine Färbung der Vacuolen. Eine erfolgreiche Untersuchung scheint mir in dieser Beziehung überhaupt nur dann ausführbar, wenn es gelingt, geeignete Farbstoffe oder Reagentien aufzufinden, die die betreffenden Stoffe nach der von Pfeffer begründeten Methode direkt in der lebenden Zelle nachzuweisen gestatten.

Schliesslich will ich an dieser Stelle noch die bereits von Hassack in den albicaten Chromatophoren verschiedener Croton sp. beobachteten gelben Kugeln (cf. Fig. 18 u. 19) erwähnen. Diese dürften nach den im Folgenden näher beschriebenen Reactionen in die Gruppe der sogenannten Oeltropfen gehören, die wie Schimper gezeigt hat, in absterbenden Chromatophoren ganz allgemein auftreten. Die intensive Blaufärbung, welche sie

mit Schwefelsäure erleiden, spricht ferner dafür, dass dieselben einen zu der Gruppe der Lipochrome gehörigen Farbstoff aufgelöst enthalten.

Gehen wir nun zu den physiologischen Beobachtungen über, so konnte zunächst nachgewiesen werden, dass auch bei den panachierten Blättern die Bildung von Stärke aus von aussen zugeleitetem Zucker stets an die Anwesenheit von Chromatophoren gebunden ist und ausschliesslich im Innern derselben oder an ihrer Oberfläche stattfindet. Einigermassen überraschend erschien es mir jedoch, dass selbst die ganz farblosen und blasenförmigen Chromatophoren noch der Stärkebildung fähig sind. Es konnte jedoch auch an ihnen bei verschiedenen Pflanzen die Bildung und das Wachstum der Stärkekörner in allen ihren Phasen genau verfolgt werden, so z. B. bei Pelargonium zonale (Fig. 33) und Veronica Andersoni (Fig. 41).

Es ist mir überhaupt nicht gelungen, Chromatophoren aufzufinden, denen infolge des Albinismus die Fähigkeit der Stärkebildung ganz verloren gegangen wäre. Es herrschen zwar bezüglich der Schnelligkeit und Ausgiebigkeit der Stärkebildung bei den verschiedenen Pflanzen grosse Verschiedenheiten, aber es lassen sich aus dem morphologischen Verhalten der betreffenden Chromatophoren keine Erklärungen für dieselben ableiten; übrigens finden sich solche Verschiedenheiten ja auch in gleicher Weise bei den normalen Chromatophoren.

Wurden zu den Versuchen durch vorherige Verdunkelung gänzlich entstärkte Blätter verwandt, so zeigte sich bei manchen Pflanzen, dass die albicaten Chromatophoren im Dunkeln nahezu die gleiche Stärkemenge aus von aussen aufgenommenem Zucker zu bilden vermochten, als die normalen.

Erwähnen will ich endlich noch, dass auch die Grundmasse der Chromatophoren infolge der Zuckerzufuhr eine gewisse Stärkung zu erfahren scheint; bei Eranthemum versicolor wurde sogar beobachtet, dass die vorher völlig farblosen Chromatophoren nach erfolgter Stärkebildung schwach grün wurden und zwar fand diese

Ergrünung sowohl im Dunkeln wie im Hellen statt. Diese Beobachtung legte den Gedanken nahe, dass der Albinismus überhaupt nur auf einer ungenügenden Zufuhr von Kohlehydraten zu den albicaten Chromatophoren während ihrer Ausbildung beruhen möchte. Meine bisherigen Bemühungen, experimentelle Belege für die Richtigkeit dieser Annahme zu gewinnen, hatten jedoch nicht den gewünschten Erfolg. Ich beschränke mich daher an dieser Stelle auf die kurze Beschreibung einiger Versuche, die ich übrigens in der nächsten Zeit noch fortzusetzen gedenke.

Zunächst wurden Samen von der pänachierten Zea japonica sofort nach dem Beginn der Keimung teils des ganzen, teils einer Hälfte des Endosperms beraubt und die betreffenden Keimlinge dann gleichzeitig mit unversehrten in Töpfe eingepflanzt. Nach einiger Zeit waren dann zwar die des Endosperms ganz oder teilweise beraubten Keimlinge in ihrer Entwicklung hinter den unverletzten erheblich zurückgeblieben, bezüglich der Stärke des Albinismus liess sich aber kein Unterschied nachweisen.

Ebensowenig konnte ferner an Zweigen der panachierten Varietät von Zebrina pendula durch einseitige Entblätterung eine Verstärkung des Albinismus bewirkt werden.

Schliesslich haben auch die mit der panachierten Varietät von Veronica Hendersoni ausgeführten Versuche, bei denen in abgeschnittene Zweige unter wiederholter Erneuerung der Schnittfläche längere Zeit hindurch Zuckerlösung eingepresst wurde, bisher nicht zu einem sicheren Ergebnis geführt.

2. Methodisches.

Die mikroskopischen Beobachtungen am lebenden Material geschahen, wie bereits erwähnt wurde, fast ausschliesslich in 5 % Zuckerlösung, und zwar erwies es sich als sehr vorteilhaft, die Stücke von den zu untersuchenden Blättern vor dem Schneiden mit dieser Lösung zu injizieren, was sich bei den meisten derselben mit Hilfe einer Wasserstrahlpumpe ohne Mühe erreichen liess. Es konnten aus solchem Material relativ leicht Schnitte

hergestellt werden, die, obwohl sie so dick waren, dass sie völlig unverletzte Zellen enthielten, dennoch genügend durchsichtig waren, um starke Vergrösserungen zu gestatten, während an Schnitten durch frische Blätter die in den Intercellularen enthaltene Luft die Beobachtung meist sehr erschwert.

In manchen Fällen habe ich auch mit Vorteil der Beobachtungsflüssigkeit etwas Eosin zugesetzt. Dieses färbt bekanntlich nur das abgestorbene Plasma und kann somit das Auffinden der lebenden Zellen erleichtern.

Zur Fixierung benutzte ich fast ausschliesslich alkoholische Sublimatlösung, zur Färbung Jodgrün oder ammoniakalische Fuchsinlösung [1]).

Besonders hervorheben will ich schliesslich noch, dass zur sicheren Beobachtung der Chromatophoren in vielen Fällen sehr gute Objektive durchaus notwendig sind. Ich beobachtete fast ausschliesslich mit 1/18 Hom. Imm. von Zeiss.

Zur Nachweisung der Stärke habe ich mich meist einfach einer ziemlich konzentrierten Jodjodkaliumlösung bedient; die in diese gebrachten Schnitte, die meist in verschiedenen Richtungen geführt und ziemlich dünn waren, wurden dann mit starker Vergrösserung untersucht. Ausserdem habe ich zwar anfangs auch mit verschiedenen Jodchloralhydratlösungen Versuche angestellt, aber ohne mit Hilfe derselben schneller oder sicherer zum Ziele zu gelangen. Es scheinen mir diese überhaupt nur dann wesentliche Vorteile zu bieten, wenn es sich um eine Durchsuchung dicker Schnitte oder ganzer Blätter handelt, während sehr kleine Stärkemengen durch dieselben sehr bald ganz aufgelöst und somit leicht übersehen werden können.

Um den Blättern den zur Stärkebildung nötigen Zucker zuzuführen, habe ich zunächst verschieden grosse Stücke nach der seit Boehm's Untersuchungen üblichen Weise einfach in oder auf der Zuckerlösung schwimmen lassen; zuweilen habe ich sie

1) Vergl. diese Beiträge p. 31 und Zeitschrift f. w. Mikrosk. 1890. Bd. 7, p. 6 u. 7.

auch mit Hilfe der Wasserstrahl-Pumpe mit einer solchen Lösung injiziert, aber ohne einen wesentlich anderen Erfolg zu erreichen.

Ausserdem schien es mir nun aber aus dem schon erwähnten Grunde, wünschenswert, diese Versuche über eine möglichst lange Zeit ausdehnen zu können, und ich habe deshalb auch in abgeschnittene Zweige Zuckerlösung gepresst, um auf diese Weise eine Stärkebildung zu bewirken. Ich befestigte zu diesem Zwecke, den frisch abgeschnittenen Zweig mit einem durchbohrten Korke an dem einen Ende eines U-Rohres, füllte diesen Schenkel desselben mit Zuckerlösung und dann den andern mit Quecksilber.

Es zeigte sich, dass bei Einhaltung gewisser Vorsichtsmassregeln ein Druck von 20 cm Hg nicht nur genügte, um die betreffenden Zweige vollständig lebensfähig zu erhalten, sondern auch so viel Zucker in dieselben hineinpresste, dass in den albicaten Blatteilen Stärkebildung stattfand.

3. Einzelbeobachtungen.

In Folgendem gebe ich eine kurze Beschreibung der an den verschiedenen Pflanzen gemachten Beobachtungen, wobei ich mich bezüglich der Anordnung Durand's Index generum plantarum angeschlossen habe.

Malvaceae.

1. Abutilon. Von Hassack (l. c. p. 184) wurde Abutilon Thompsoni näher untersucht, nach seinen Angaben soll an den Grenzstellen der gelben Flecken »die Form der Chlorophyllkörner unregelmässig werden, das Grün allmählich in gelb übergehen«; an den gelben Stellen sollen nur »undeutlich differenzierte Plasmaklümpchen von gelber Farbe und einem Inhalt aus zahlreichen gelben Körnern vorhanden sein«. Ich untersuchte nun ebenfalls die panachierten Blätter von A. Thompsoni und konnte nach der Injektion mit 5 % Zuckerlösung schon am lebenden Material stellenweise ziemlich grosse gelbliche Chromatophoren innerhalb der gelben Flecke deutlich beobachten. An Mikrotomschnitten, die mit

alkoholischer Sublimatlösung fixiert und mit Jodgrün gefärbt waren, war es leicht, in allen Assimilationsgewebezellen die scharf begrenzten Chromatophoren zu beobachten. Dieselben waren zwar in den albicaten Teilen etwas kleiner als in den grünen, doch fand bezüglich der Grösse meist ein ganz allmählicher Uebergang statt. In der gleichen Weise liessen sich auch in den rein weissen Flecken eines älteren aber noch völlig lebendigen Blattes in allen Assimilationsgewebezellen scharf begrenzte Chromatophoren nachweisen; dieselben waren aber zum Teil ganz erheblich kleiner als die normalen.

Bei Abutilon Sellowianum zeigen die Blätter einen viel stärkeren Albinismus als bei der eben besprochenen Art, insofern bei jener Art Grün gänzlich fehlt und durch Goldgelb ersetzt wird, das an den stärker albicaten Stellen allmählich in Weiss übergeht. Auch innerhalb dieser rein weissen Flecken liessen sich nun nach der Fixierung mit alkoholischer Sublimatlösung und Färbung mit Ammoniak-Fuchsin in allen Assimilationsgewebezellen scharf begrenzte Chromatophoren erkennen. Die Untersuchung des lebenden Materiales ergab, dass dieselben farblos oder schwach gelblich sind.

Innerhalb eines jungen makroskopisch gelbgrün erscheinenden Blattes waren in allen Zellen des Assimilationsgewebes grüne Chloroplasten sichtbar.

2. Hibiscus Cooperi. Weder im lebenden Material, noch nach der Färbung mit Ammoniak-Fuchsin waren innerhalb der albicaten Zellen der rein weissen Blattflecken Chromatophoren deutlich zu erkennen.

Versuch. In Blattstücken, die 5 Tage im Dunkeln in 5 % Zuckerlösung verweilt hatten, war keine Spur von Stärke innerhalb der albicaten Zellen gebildet.

Geraniaceae.

1. Pelargonium. Bei einer Varietät von Pelargonium zonale, bei der meist namentlich der Blattrand, häufig aber auch

ganze Blätter rein weiss gefärbt waren, ergab sowohl die Untersuchung der frischen vor dem Schneiden mit 5 % Zuckerlösung injizierten Blätter, als auch diejenige des mit Sublimat-Alkohol fixierten Materiales nach der Färbung mit Jodgrün, Ammoniakfuchsin oder Jodjodkalium das Vorhandensein blasenförmiger Chromatophoren in allen albicaten Zellen. Dieselben enthielten meist eine, selten mehrere Vacuolen (Fig. 32, Taf. III).

Versuch 1. Von einem Blatte, das durch mehrtägige Verdunkelung mit einer undurchsichtigen Papierdüte auch in den grünen Teilen bis auf die Spaltöffnungsschliesszellen gänzlich entstärkt war, kamen Stücke auf 6 % Zuckerlösung, ebenso Stücke eines fast ganz weissen Blattes, das ebenfalls nur in den Schliesszellen Stärke enthielt. Schon nach 3 Tagen war in den von den beiden Blättern stammenden Stücken sowohl in den rein weissen als auch in den grünen Teilen Stärke gebildet. Dieselbe war in der Nähe der Schnittfläche in grosser Menge vorhanden, liess sich aber bei den rein weissen Blattstücken bis zu einer Entfernung von c. 5 mm von derselben verfolgen. Die mikroskopische Untersuchung ergab, dass die Stärkekörner den blasenförmigen Chromatophoren teils einseitig ansassen, teils dieselben ganz oder fast ganz umhüllten (Fig. 33).

Versuch 2. Ein ausgewachsenes panachiertes Blatt wurde unter einem Drucke von 20 cm Hg mit 10 % Zuckerlösung injiziert und dem diffusen Tageslichte ausgesetzt. Schon nach 2 Tagen war in den albicaten Zellen eine allerdings geringe Stärkemenge nachweisbar. Nach 3 weiteren Tagen war das Blatt welk geworden.

Auch bei einer panachierten Varietät von Pelargonium peltatum waren innerhalb des rein weissen Blattrandes blasenförmige Chromatophoren nachweisbar. Bei Blattstücken die 4 Tage lang auf 10 % Zuckerlösung geschwommen waren, liess sich auch Stärke innerhalb derselben nachweisen.

2. Impatiens Sultani var. Walkeri. Die jungen Blätter dieser Varietät sind am Rande hellgrün bis gelb, die älteren rein

weiss gefärbt. Bei den ersteren liess die Untersuchung des frischen Materiales in allen Zellen des Assimilationsgewebes scharf begrenzte rundliche Chromatophoren (Fig. 35) erkennen, die etwa halb so gross waren, als die normal grünen Chloroplasten (Fig. 34). Sie sind meist hellgelb gefärbt, zum Teil aber auch ganz farblos. Bei einem älteren Blatte, dessen Rand bereits völlig rein weiss war, wurden in den albicaten Zellen fast überall blasenförmige und ganz farblose oder sehr hell gefärbte Chromatophoren beobachtet (Fig. 36); dieselben enthielten meist eine grosse, stellenweise aber auch mehrere Vacuolen. Zu den gleichen Resultaten führte auch die Untersuchung von Mikrotomschnitten vom Sublimat-Alkohol-Material, die mit Ammoniak-Fuchsin gefärbt waren.

Versuch. Ein nahezu ausgewachsenes Blatt mit hellgelbem Rande, das bei Beginn des Versuches in den albicaten Zellen gänzlich stärkefrei war, kam auf 10 % Zuckerlösung; nach 4 Tagen waren innerhalb der albicaten Zellen grosse Mengen von Stärke gebildet.

Celastraceae.

Evonymus. Von dieser Gattung habe ich eine als E. japonicus aureo marginatus bezeichnete Varietät untersucht, deren Blätter zum Teil goldgelb, zum Teil heller oder dunkler grün gefärbt waren. Bei denselben waren innerhalb der mit 5 % Zuckerlösung injizierten Schnitte selbst in den meisten Zellen der gelben Blattteile scharf begrenzte Chromatophoren sichtbar, die nahezu dieselbe Grösse wie die normalen Chromatophoren besassen, aber stets fast ganz farblos waren. Auch bei der Fixierung mit alkoholischer Sublimatlösung und Färbung der Mikrotomschnitte mit Jodgrün waren in den gelben Teilen die Chromatophoren deutlich sichtbar; sie waren stets scharf begrenzt rundlich und ziemlich gross (c. 4 μ) und unterschieden sich von den stärkereichen aber wenig grösseren Chromatophoren der hell- und dunkelgrünen Partien dadurch, dass sie stärkefrei waren.

Versuch. Gelbe Blattstücke, von denen zunächst festge-

stellt war, dass sie stärkefrei waren, wurden in 10 % Rohrzuckerlösung getaucht. Nach 4 Tagen waren in allen Zellen des Assimilationsgewebes grosse Stärkemengen gebildet.

Saxifragaceae.

Hydrangea hortensis f. v. In den albicaten Blattstücken die makroskopisch rein weiss erschienen, wurden in den meisten Zellen kleine kugelförmige, gänzlich farblose Chromatophoren beobachtet. In einigen Zellen schienen dieselben aber auch zu fehlen. Dahingegen enthielten die Epidermiszellen auch in den ganz weissen Blattstücken kleine grüne Chloroplasten.

Ficoideae.

Mesembryanthemum cordifolium f. v. Bei der Untersuchung in 5 % Zuckerlösung waren zunächst in einem jungen Blatte, dessen albicate Teile bei makroskopischer Betrachtung hell gelblich-grün erschienen, in allen albicaten Zellen hellgrüne Chromatophoren zu erkennen (Fig. 8), die etwa halb so gross waren als die normal grünen (Fig. 7). In den albicaten Teilen eines ausgewachsenen Blattes beobachtete ich noch hellere meist blasenförmige Chromatophoren (Fig. 9). Ebenso waren nach der Färbung mit NH_3-Fuchsin an Mikrotomschnitten durch ein ziemlich altes Blatt, in allen albicaten Zellen des Assimilationsgewebes ziemlich kleine Chromatophoren zu erkennen, die zum Teil kleine Vacuolen einschlossen.

Versuch. Ein fast ausgewachsenes Blatt, das teils grün, teils sehr hellgelb gefärbt und durch Verdunkelung ganz entstärkt war, wurde auf 10 % Zuckerlösung gebracht. Bei der nach 4 Tagen vorgenommenen Untersuchung enthielten die albicaten Zellen überall grosse Stärkemengen innerhalb der nahezu ganz farblosen und substanzarmen Chromatophoren.

Araliaceae.

1. Aralia Sieboldi f. v. Innerhalb der weissen Spitze

eines ausgewachsenen Blattes waren bei der Beobachtung in 5 % Zuckerlösung meist sehr grosse farblose blasenförmige Chromatophoren sichtbar.

Versuch. Bei einem Blattstück, das 6 Tage lang in 10 % Zuckerlösung verweilt hatte, war innerhalb der albicaten Zellen keine Stärke nachweisbar; die grünen Zellen hatten schon vorher Stärke enthalten.

2. Hedera Helix f. v. Nach der Färbung mit Ammoniak-Fuchsin sind in vielen Assimilationsgewebezellen der weissen Blattstücke scharf begrenzte Chromatophoren von verschiedener Grösse sichtbar, in anderen Zellen waren dieselben dagegen nicht nachweisbar. Ebenso liess die Untersuchung des frischen Materiales in manchen Zellen farblose rundliche, in anderen blasenförmige Chromatophoren erkennen, während in anderen Zellen Chromatophoren nicht mit Sicherheit beobachtet werden konnten.

Versuch. Bei einem durch mehrtägige Verdunkelung entstärkten Blatte war nach 10tägigem Aufenthalt in 10 % Zuckerlösung weder in den grünen, noch in den albicaten Teilen Stärkebildung erfolgt. Auch bei einem zweiten Versuche war von einem Blatte in 10 % Zuckerlösung innerhalb von 5 Tagen keine Stärke gebildet.

3. Panax Victoria. An ausgewachsenen Blättern waren sowohl bei der Untersuchung des frischen Materiales, als auch nach der Färbung mit Jodgrün oder Ammoniak-Fuchsin nur in vereinzelten Zellen des albicaten Randes blasenförmige Chromatophoren deutlich zu erkennen. Es scheint hier somit in den meisten Zellen eine gänzliche Zerstörung der Chromatophoren stattgefunden zu haben.

Caprifoliaceae.

Sambucus nigra. Von dieser Art hat bereits Engelmann eine panachierte Varietät untersucht; er sagt bezüglich derselben (l. c. p. 418): »An den weisslichen Stellen sind nicht nur der Farbstoff, sondern auch die Chromoplasten verschwunden, an den

schwach gelblich gefärbten Stellen die Chromatophoren blass gelblich, kugelig gequollen, körnig, meist in Zerfall begriffen, auch das Protoplasma anscheinend ein wenig gelblich gefärbt. Von diesen Zellen mit normal aussehenden gelben bis grünen Chromophyllkörpern können leicht alle Uebergänge nebeneinander aufgefunden werden«.

Nach meinen Beobachtungen, die an Schnitten von Blattstücken, die mit 5 % Zuckerlösung injiziert waren und somit sicher an unverletzten Zellen angestellt wurden, sind in allen Zellen des Assimilationsgewebes Chromatophoren enthalten. Dieselben sind zwar bei der von mir untersuchten Varietät in den ausgewachsenen Blättern meist völlig farblos, aber stets scharf gegen das Cytoplasma hin abgegrenzt (Fig. 25 u. 26). Sie sind bald weniger als halbsogross als die normalen grünen Chloroplasten (Fig. 24) und deutlich körnig, bald schliessen sie eine Anzahl von rundlichen Vacuolen ein (Fig. 26) und erreichen dann häufig ziemlich die Grösse der normalen Chromatophoren. Der Uebergang zwischen den grünen und albicaten Chromatophoren war bei der von mir untersuchten Varietät ein ganz plötzlicher und nicht durch Zwischenstadien vermittelt.

Versuch. Blattstücke, die bei Beginn des Versuches ganz stärkefrei waren, hatten im Dunkeln auf 5 % Zuckerlösung nach 5 Tagen in allen albicaten Assimilationsgewebezellen reichliche Stärkemengen gebildet.

Compositae.

Farfugium (= Senecio) grande. Die Blätter dieser Pflanze besitzen bekanntlich rundliche Flecken, die nach innen zu immer heller werden und im Zentrum häufig ganz rein weiss gefärbt sind. Es sind innerhalb dieser Flecken schon bei der Untersuchung des lebenden Materiales in allen Assimilationsgewebezellen scharf begrenzte Chromatophoren mit Leichtigkeit zu erkennen. Dieselben nehmen nach der Mitte der Flecken zu immer mehr an Färbungsintensität ab und sind in der Mitte fast oder ganz farblos (Fig. 17);

die Grössenunterschiede zwischen den normalen (Fig. 15) und den albicaten (Fig. 16 u. 17) Chromatophoren sind hier nicht sehr bedeutend, immerhin nachweisbar.

Scrophulariaceae.

Veronica Hendersoni f. v. Die Untersuchung von Schnitten durch frische mit 5 % Zuckerlösung injizierte Stücke eines ausgewachsenen Blattes liess in allen albicaten Zellen ausschliesslich ganz oder fast ganz farblose blasenförmige Chromatophoren (Fig. 39 u. 40) erkennen. Zu einem gleichen Resultate führte die Untersuchung von Mikrotomschnitten durch Sublimat-Alkohol-Material nach der Färbung derselben mit Jodgrün.

Versuch 1. Ein ausgewachsenes Blatt, das, wie von der Basis und Spitze entnommene Schnitte ergeben hatten, in den albicaten Teilen völlig stärkefrei war, wurde in 10 % Zuckerlösung gebracht und verdunkelt. Nach 4 Tagen waren in allen albicaten Zellen kleine Stärkekörner sichtbar, die den blasenförmigen Chromatophoren aufsassen (Fig. 41).

Versuch 2. Blattstücke, die ebenfalls in den albicaten Teilen stärkefrei waren, wurden mit 10 % Zuckerlösung injiziert und dann in dieser Lösung schwimmend teils verdunkelt, teils an einem Südfenster dem direkten Sonnenlichte ausgesetzt. Schon nach 2 Tagen waren sowohl im Hellen wie im Dunkeln an den blasenförmigen Chromatophoren kleine Stärkekörner sichtbar; nach drei weiteren Tagen waren in allen albicaten Zellen grosse Stärkemengen gebildet.

Versuch 3. In einen Zweig wurde vermittelst eines U-Rohres unter einem Drucke von 20 ccm Hg 5 % Zuckerlösung gepresst und derselbe dann, vor direkter Besonnung geschützt und mit einer Glasglocke bedeckt, dem diffusen Tageslichte ausgesetzt. Vor dem Beginn des Versuches wurden von einem der beiden jüngsten entfalteten Blätter und von einem älteren bereits völlig ausgewachsenen Blatte Stücke entnommen und mit Jodjodkaliumlösung auf Stärke geprüft, dieselbe fehlte bei beiden in den albicaten

Zellen gänzlich. Nach 4 Tagen waren aber in Stücken von dem jüngsten Blattpaare, die den zuvor untersuchten genau entsprachen, Spuren von Stärke nachweisbar. Bedeutend mehr Stärke war in den albicaten Teilen der entsprechenden Stücke des ausgewachsenen Blattes vorhanden.

Acanthaceae.

Eranthemum versicolor f. v. Sowohl an tingierten Schnitten als auch an solchen durch lebende Blätter sind in allen Zellen der albicaten Teile blasenförmige Chromatophoren sichtbar, die im ausgewachsenen Blatt ganz farblos, in jungen Blättern sehr hellgrün gefärbt sind.

Versuch 1. Von einem ausgewachsenen Blatte wurden ganz albicate Stücke, bei denen durch eine vorherige Untersuchung die Abwesenheit von Stärke innerhalb der ganz farblosen blasenförmigen Chromotophoren nachgewiesen war, auf 10 % Zuckerlösung teils dem vollen Tageslichte ausgesetzt, teils verdunkelt. Nach 2 Tagen war bereits im Hellen wie im Dunkeln Stärke gebildet (Fig. 22); die Chromatophoren waren noch farblos. Nach 3 weiteren Tagen hatte die Menge der Stärke noch bedeutend zugenommen und es zeigten die Chromatophoren namentlich in der Nähe der Gefässbündel eine entschieden grüne Färbung (Fig. 23).

Sanchezia nobilis. Die Untersuchung eines noch nicht völlig ausgewachsenen Blattes mit gelben Nerven ergab das Vorhandensein von gelblichen Chromatophoren in allen albicaten Assimilationsgewebezellen. Dahingegen fand ich in einem sehr alten am Rande bereits absterbenden Blatte in den rein weissen Seitennerven farblose kugelförmige oder auch blasenförmige Chromatophoren, ob aber nicht in einigen Zellen eine gänzliche Zerstörung der Chromatophoren stattgefunden hat, blieb zweifelhaft. Mit Sicherheit liessen sich aber an Mikrotomschnitten, die von einem ebenfalls bereits mit weissen Seitennerven versehenen älteren Blatte, das mit alkoholischer Sublimatlösung fixiert war, stammten, nach der Färbung mit Ammoniak-Fuchsin in allen albicaten Zellen des

Assimilationsgewebes scharf begrenzte Chromatophoren nachweisen, die bedeutend kleiner sind, als die normalen Chloroplasten. Von den albicaten zu den grünen Chloroplasten findet hier ein ganz allmählicher Uebergang statt.

Amaranthaceae.

Achyranthes Verschaffelti var. aureo reticul. Das untersuchte völlig ausgewachsene Blatt war in der Umgebung des rothen Hauptnerven rein weiss gefärbt, von da fand ein ganz allmählicher Uebergang nach den normal grünen Partien hin statt. Ganz dem entsprechend verhielten sich auch die Chromatophoren und wurden nach dem Hauptnerven zu immer kleiner und heller (Fig. 1—4); in der unmittelbaren Umgebung derselben fand ich auch vereinzelt kleine blasenförmige Chromatophoren (Fig. 5).

Elaeagnaceae.

Elaeagnus retroflexus. Ein ausgewachsenes Blatt, das in seiner Mitte einen grossen gelben Flecken besass, zeigte in allen albicaten Zellen scharf begrenzte rundliche Chromatophoren, deren Grösse erheblich geringer war, als die der normalen Chloroplasten.

Euphorbiaceae.

Croton. Von Hassack (l. c. p. 181) wurde bereits eine grosse Anzahl von Croton-Arten untersucht, die im allgemeinen ein gleichartiges Verhalten zeigen und in den gelben Partien keine scharf begrenzten Chromatophoren mehr enthalten sollen. So sagt er speziell von den gelben Flecken von Croton pictum: »Das Parenchym; sowohl das Palisaden- als das Schwammgewebe enthält ein gelblich gefärbtes Protoplasma, das besonders in den Palisadenzellen häufig kugelige, wandständige Ballungen zeigt, die in ihrer Form an die Chlorophyllkörper erinnern, obgleich ihre Contouren nicht so scharf und deutlich erscheinen, als die der letzteren.« In den Uebergangsstellen von den albicaten zu den normalgrünen Blattteilen sollen ferner die Chromatophoren »weniger scharf begrenzt sein, ihre Umrisse mehr verschwommen werden«. Diese Angaben von Hassack scheinen mir nun unzweifelhaft

dadurch veranlasst zu sein, dass dieser Autor auf die Präparation nicht die nötige Sorgfalt verwandt und seine Beobachtungen zum Teil an bereits abgestorbenen Zellen angestellt hat, wenigstens führten meine ebenfalls an verschiedenen Croton-Arten ausgeführten Untersuchungen zu abweichenden Resultaten. Ich untersuchte: Croton variegatum, Cr. pictum, Cr. hastiferum, Cr. irregulare und Cr. maximum, die im Wesentlichen ein gleiches Verhalten zeigten.

Zunächst gestattete die Untersuchung der mit alkoholischer Sublimatlösung fixierten Blattstücke nach der Färbung mit Ammoniakfuchsin oder Jodgrün in allen albicaten Zellen den sicheren Nachweis scharf begrenzter Chromatophoren, die nahezu ebenso gross waren, wie die in den grünen Teilen. Ebenso gelang es nach vorheriger Injektion mit 5 % Zuckerlösung auch bei frischen Blättern ohne Mühe, im Schwammparenchym der albicaten Teile scharf begrenzte und sehr schwach hellgrün gefärbte Chromatophoren zu beobachten (Fig. 19). In dem albicaten Palisadenparenchym fand ich dagegen Chromatophoren, die, abgesehen von den sogleich noch näher zu besprechenden gelben kugelförmigen Einschlüssen, ganz farblos waren (Fig. 18). Sie besassen ungefähr die Grösse der normalen Chloroplasten, sind aber meist mehr kugelförmig. Verschiebt man nun das Präparat von den über den grösseren Gefässbündeln gelegenen Zellen, die den stärksten Albinismus zeigen, nach den normal grünen hin, so kann man einen ganz allmählichen Uebergang von den ganz farblosen zu den grünen Chromatophoren beobachten.

Eine Eigentümlichkeit der albicaten Chromatophoren der verschiedenen Croton-Arten besteht nun darin, dass sie, wie bereits erwähnt und auch schon von Hassack beobachtet wurde, intensiv gelbgefärbte kugelförmige Körper einschliessen. Dieselben finden sich nach meinen Untersuchungen in unverletzten Zellen stets nur innerhalb der Chromatophoren und zwar sind sie sowohl in den den stärksten Albinismus zeigenden ganz farblosen vorhanden, als auch in den mehr oder weniger deutlich grün gefärbten, die den

Uebergang zu den normalen Chromatophoren bilden. Sie sind übrigens von sehr verschiedener Grösse und fehlen den albicaten Chromatophoren nur selten gänzlich[1]).

Ihrem chemischen Verhalten nach scheinen mir diese Körper, deren Reaktionen in einigen Einzelheiten von Hassack nicht ganz richtig beschrieben sind, in die Gruppe der sogenannten Oeltropfen zu gehören, die nach den Untersuchungen von Schimper[2]) ganz allgemein innerhalb der Chromatophoren absterbender Blätter angetroffen werden. Sie sind nach meinen Beobachtungen unlöslich in Wasser, auch in siedendem; dahingegen konnte ich direkt unter dem Mikroskope verfolgen, dass sie sich in Alkohol leicht und vollständig auflösen, ebenso sind sie leicht löslich in konzentrierter wässeriger Chloralhydratlösung. Osmiumsäure färbt sie nach kurzer Zeit bräunlich, Jodjodkaliumlösung grünlich, Schwefelsäure zunächst schön blau, löst sie dann aber auf; konzentrierte Salzsäure löst sie bei kurzer Einwirkung nicht, bewirkt auch keine Farbenänderung; Kalilauge löst sie zunächst ebenfalls nicht, bewirkt aber nach längerer Einwirkung Lösung der Oeltropfen und Färbung der ganzen Chromatophoren; Eisessig lässt die Oeltropfen zunächst deutlicher hervortreten, entfärbt sie aber nach einiger Zeit und löst sie schliesslich.

Ihre gelbe Farbe verdanken die beschriebenen Körper wohl unstreitig einem in die Gruppe der Lipochrome gehörigen Farbstoffe; wenigstens spricht dafür das Verhalten derselben gegen Schwefelsäure und gegen Jodjodkaliumlösung. Die Bildung von deutlichen blauen Krystallen, wie sie Zopf[3]) bei der Einwirkung von Schwefelsäure auf verschiedene lipochromhaltige Organe nachgewiesen hat, habe ich jedoch hier nicht beobachten können.

Zum Vergleich habe ich nun ferner die Chromatophoren in einem absterbenden, zum grössten Teil bereits intensiv goldgelb

1) In Fig. 18, 19 u. 21 sind diese Kugeln, um eine Farbe zu sparen, statt gelb dunkelgrau dargestellt.

2) Pringsheim's Jahrb. f. w. Bot. Bd. 16, p. 173 seq.

3) Zeitschrift f. w. Mikroskopie. 1889. Bd. VI. p. 172.

gefärbten Blatte von Croton variegatum untersucht. Dieselben bestanden hier, abgesehen von Stärkekörnern verschiedener Grösse, fast ganz aus grossen gelben Oeltropfen (Fig. 21). Diese stimmten nun in den meisten Reaktionen mit den in den albicaten Chromatophoren beobachteten gelben Körpern überein. Sie sind ebenfalls in kaltem und kochendem Wasser unlöslich, dagegen leicht löslich in Alkohol, sie färben sich mit Osmiumsäure braun, mit Jodjodkalium grünlich, mit Schwefelsäure blau (auch hier ohne Bildung von Krystallen!), Salzsäure lässt sie ungelöst und bewirkt auch keine Farbenänderung; Eisessig löst sie nach einiger Zeit. In Chloralhydrat fliessen sie dagegen zu grösseren Tropfen zusammen, die auch nach 1/2 Stunde noch völlig ungelöst geblieben waren, ebenso sind sie auch in Kalilauge nur sehr schwer löslich.

Nach diesen Reaktionen ist es also sehr wahrscheinlich, dass der in beiden Körpern enthaltene Farbstoff identisch ist und wohl ein Chlorophyllderivat darstellt, dass dagegen in der Zusammensetzung der fettartigen Substanz eine gewisse Differenz besteht. Uebrigens unterscheiden sich die Chloroplasten aus dem absterbenden Blatte auch dadurch sofort von den albicaten Chromatophoren, dass sich bei ihnen das Stroma fast ganz in Oeltropfen verwandelt hat, die auch ganz unverhältnismässig gross sind (cf. Fig. 21 und 18 und 19).

Bei einem mit Croton irregulare angestellten Versuche waren in einem vorher auf die Abwesenheit von Stärke innerhalb der albicaten Teile genau geprüften Blattstücke auf 10 % Zuckerlösung nach 5 Tagen in allen albicaten Assimilationsgewebezellen grosse Stärkemengen gebildet.

Aroideae.

Dieffenbachia Bousei. Die untersuchte Pflanze besass hellgrüne Blätter mit dunkelgrünen und weissen Flecken [1]. In

1) Hassack sagt bezüglich dieser Pflanze (l. c. p. 183), sie »zeigt besonders schön gelbe den Chlorophyllkörnern ähnliche Plasmaklümpchen mit kleinen gelben Körnern an den gelben Stellen des Blattes«.

den hellgrünen Partien sind überall Chromatophoren deutlich sichtbar, dieselben sind zwar meist bedeutend kleiner und heller als die normal grünen, es findet aber zwischen beiden Extremen ein ganz allmählicher Uebergang statt. In den weissen Teilen des Blattes fand ich ganz farblose Chromatophoren, die meist Vacuolen einschlossen.

Richardia albo-maculata. Bezüglich der Assimilationsgewebezellen in den weissen Flecken dieser Pflanze sagt Dalitzsch (l. c. p. 252) dass dieselben chlorophyllfrei sein und nur einen hellen körnigen Inhalt enthalten sollen. Ich fand dagegen bei der Untersuchung eines solchen Blattes, dass in den albicaten Zellen überall kleine Chromatophoren enthalten sind (Fig. 11). Dieselben sind zwar bedeutend kleiner als die normalen Chloroplasten (Fig. 10) und auch nur sehr wenig gefärbt, sie sind aber bei den mit 10 % Zuckerlösung injizierten Schnitten mit 1/18 Hom. Imm. fast in allen nicht verletzten Zellen deutlich zu erkennen. Sie liegen meist zu mehreren in der Nähe des Zellkerns.

Haemodoraceae.

Sanseviera carnea f. v. Am lebenden Material wurden in allen albicaten Zellen eines alten weiss gestreiften Blattes grünliche Chromatophoren beobachtet, die Vacuolen von verschiedener Grösse enthielten.

Amaryllideae.

Agave americana f. v. Die direkte Untersuchung eines jungen Blattes liess in allen albicaten Zellen rundliche Chloroplasten erkennen, die wenig kleiner und heller waren, als die der grünen Teile. Auch bei einem alten Blatte, das an der Spitze bereits abzusterben anfing, waren in den albicaten Teilen ebenfalls überall Chromatophoren sichtbar; dieselben waren fast farblos und besassen nirgends Vacuolen.

Liliaceae.

Aspidistra elatior f. v. Nach Hassack (l. c. p. 120) sollen die albicaten Zellen »feinkörniges, vollkommen farbloses Protoplasma enthalten, das einen zarten gleichförmigen Wandbelag bildet und den Zellkern einschliesst; es zeigt keine Spuren von Ballung zu Klümpchen, die den fehlenden Chlorophyllkörnern entsprechen würden«. Dahingegen konnte ich nun innerhalb eines völlig ausgewachsenen Blattes nach der Färbung mit Ammoniak-Fuchsin in allen albicaten Zellen des Assimilationsgewebes entweder sehr kleine kugelförmige oder ebenfalls verhältnismässig kleine blasenförmige Chromatophoren erkennen. Ebenso ergab die Untersuchung eines frischen Blattes die Anwesenheit scharf begrenzter Chromatophoren in allen albicaten Zellen. Dieselben waren teils sehr klein und farblos, teils deutlich grün gefärbt und besassen dann zum Teil ziemlich grosse Vacuolen. Bei diesen Chromatophoren war häufig eine stärker grün gefärbte Partie innerhalb der heller gefärbten Grundmasse zu unterscheiden, die gegen dieselbe meist sehr scharf abgegrenzt war (Fig. 14).

Versuch. Ein Blattstück von einer Pflanze, die nicht sehr hell gestanden hatte, kam auf 10 % Zuckerlösung, nachdem die Voruntersuchung ergeben hatte, dass sowohl die albicaten, als auch die grünen Assimilationsgewebezellen ganz stärkefrei waren und nur die sich ja vielfach sehr eigenartig verhaltenden Spaltöffnungsschliesszellen Stärke enthielten. Nach 4 Tagen waren in den meisten albicaten Zellen ebenso wie in den grünen geringe Stärkemengen sichtbar.

Phormium tenax f. v. Bei der Untersuchung eines frischen Blattes fand ich in allen albicaten Zellen des Assimilationsgewebes farblose Chromatophoren, die eine körnige Struktur zeigten und zum Teil eine Vacuole einschlossen.

Versuch. Nach 4tägigem Verweilen auf 10 % Zuckerlösung war weder in den grünen noch in den albicaten Zellen Stärkebildung eingetreten.

Yucca aloëfolia f. v. In einem frisch untersuchten alten Blatte wurden innerhalb der albicaten Zellen farblose Chromatophoren beobachtet, die eine körnige Struktur besassen und meist mehrere Vacuolen enthielten (Fig. 6).

Dracaena. Bei einer im hiesigen botanischen Garten als Dracaena Dr. Barrow bezeichneten panachierten Art konnten nach der Fixierung mit alkoholischer Sublimatlösung weder mit Ammoniakfuchsin noch mit Jodgrün Chromatophoren innerhalb der albicaten Zellen sichtbar gemacht werden. Ebensowenig gelang die Beobachtung von Chromatophoren in den albicaten Assimilationsgewebezellen eines frisch untersuchten, übrigens sehr alten Blattes von Dracaena Goldeana.

Chlorophytum Sternbergianum f. v. An dem untersuchten Exemplare besassen die jungen Blätter einen ganz hellgelben Rand, während derselbe an älteren Blättern nahezu ebenso dunkelgrün gefärbt erschien, als der normal grüne Mittelstreifen. Die Untersuchung eines jungen Blattes, die mit bestem Erfolg an Tangentialschnitten von einem mit 5 % Zuckerlösung injizierten Blatte ausgeführt wurde, ergab, dass auch in den Assimilationsgewebezellen des Blattrandes überall scharf begrenzte Chromatophoren vorhanden waren, die bedeutend heller aber nur wenig kleiner waren als die Chloroplasten des Mittelstreifens. In den älteren Blättern war kein erheblicher Unterschied zwischen den Chloroplasten des Blattrandes und der Blattmitte nachzuweisen.

Hemerocallis fulva f. v. Die Untersuchung der mit 10 % Zuckerlösung injizierten rein weiss gefärbten Blattstücke ergab, dass in allen Zellen des Assimilationsgewebes farblose oder ganz schwach grünlich gefärbte, meist blasenförmige Chromatophoren enthalten sind.

Versuch. Stücke von einem Blatte, das nur in den Spaltöffnungsschliesszellen Stärke enthielt, kamen auf 10 % Zuckerlösung ins Dunkle. Nach 5 Tagen waren sowohl in den grünen als auch in den albicaten Assimilationsgewebezellen grosse Stärkemengen gebildet.

Agapanthus umbellatus f. v. Die Untersuchung eines frischen Blattes liess in den meisten albicaten Zellen des Assimilationsgewebes kleine rundliche Chromatophoren erkennen, die zum Teil Vacuolen einschlossen. In manchen Zellen scheint aber eine gänzliche Zerstörung der Chromatophoren stattgefunden zu haben, da dieselben auch an den mit Ammoniakfuchsin gefärbten Mikrotomschnitten von mit Sublimatalkohol fixierten Blattstücken nicht in allen Zellen zu beobachten waren.

Versuch. Eine Stärkebildung war innerhalb von Blattstücken, die beim Beginn des Versuches nur in den Spaltöffnungsschliesszellen Stärke führten, auch nach 10tägigem Verweilen auf 10 % Zuckerlösung weder in den grünen, noch in den albicaten Assimilationsgewebezellen eingetreten.

Commelinaceae.

Zebrina pendula. Bei dieser Pflanze setzen sich die im Blatte der Längsrichtung folgenden Streifen auch auf den Stengel fort und verlaufen hier im allgemeinen in derselben Anordnung bis zum nächstälteren Knoten; auch in diesem findet meist keine Aenderung in der Verteilung der grünen und albicaten Teile statt. So beobachtet man denn auch, dass an ein und demselben Zweige die übereinander stehenden Blätter meist genau oder wenigstens nahezu die gleiche Zeichnung besitzen. An den Seitenzweigen ist der Albinismus um so stärker, je mehr bei dem zugehörigen Tragblatt die weissen Streifen der Blattmitte genähert sind; so fand ich, dass selbst aus dem Winkel eines mit breiten weissen Randstreifen versehenen Blattes meist ganz grüne Seitenzweige entspringen, während aus dem Winkel eines Blattes, das nur einen schmalen, aber nahe der Blattmitte verlaufenden weissen Streifen besitzt, meist ziemlich stark albicate Zweige hervorgehen [1]).

In den albicaten Teilen ausgewachsener Blätter sind nun schon bei der Untersuchung des frischen Materiales in allen Assi-

---

1) Die Beachtung obiger Regel ist bei der Kultur dieser durch die Panachierung wirklich an Schönheit gewinnenden Form mit Vorteil zu verwenden.

milationsgewebezellen scharf begrenzte Chromatophoren von hellgelber Farbe sichtbar; ihr Durchmesser beträgt c. 4 μ, während der der normalen stärkereichen Chloroplasten zu 8—9 μ bestimmt wurde. In sehr alten Blättern sterben allerdings die albicaten Chromatophoren früher als die normalen Chloroplasten ab. So fand ich in den albicaten Teilen eines an der Spitze bereits absterbenden Blattes, aus dessen Winkel ein bereits 8 ausgewachsene Blätter tragender Seitenzweig hervorgegangen war, keine Spur von Chromatophoren, während die stärkeführenden Chloroplasten in den grünen Teilen noch ein normales Aussehen zeigten. In dem untersten Blatte des erwähnten Seitenzweiges waren aber auch in den albicaten Teilen noch hellgrüne Chromatophoren in allen Zellen vorhanden.

Ebenso waren in den meist schon mit blossem Auge deutlich zu erkennenden weissen Streifen der Internodien innerhalb aller Grundgewebezellen kleinere gelbliche Chloroplasten mit Stärkeeinschlüssen sichtbar (Fig. 31), während die viel grösseren grünen Chloroplasten (Fig. 30) stärkefrei waren. Innerhalb der Knoten sind in den grünen Teilen kleinere grüne Chloroplasten leicht zu beobachten, während in den albicaten Partien am lebenden Material keine Chromatophoren mit Sicherheit zu erkennen waren. Es traten aber auch hier an Mikrotomschnitten durch Sublimat-Alkohol-Material nach der Färbung mit Jodgrün in allen Grundgewebezellen scharf begrenzte rundliche Chromatophoren deutlich hervor. Dieselben waren hier fast sämtlich stärkehaltig, besassen aber trotzdem nur einen Durchmesser von 2—3 μ.

Versuch 1. Von einem längere Zeit verdunkelten Zweige wurde ein ausgewachsenes aber nicht sehr altes Blatt, das auch in den grünen Teilen des Assimilationsgewebes gänzlich stärkefrei war, halbiert und auf 10 % Zuckerlösung ins Dunkle gebracht. Schon nach 3 Tagen war in sämtlichen Assimilationsgewebezellen der grünen und weissen Teile Stärke enthalten, in den letzteren mindestens ebensoviel als in den ersteren; ebenso enthielten die Epidermiszellen Stärke.

Versuch 2. Ein sehr altes Blatt, in dem die albicaten Chromatophoren bereits abgestorben waren, wurde auf 10 % Zuckerlösung gebracht; auch nach 5 Tagen war keine Spur von Stärke in den albicaten Zellen nachweisbar, obwohl das betreffende Blatt zum grössten Teile noch lebensfähig war.

Versuch 3. Ein panachierter Zweig wurde unter einem Druck von 20 cm Hg mit 5 % Zuckerlösung injiziert und dem diffusen Tageslichte ausgesetzt. Nach 3 Tagen enthielten die hellgelben Chromatophoren in den albicaten Teilen eines ausgewachsenen Blattes grosse Stärkemengen, ebenso waren die Leukoplasten der Epidermiszellen stärkehaltig.

Pandanaceae.

Pandanus Veitchii. Weder nach der Färbung mit Ammoniakfuchsin, noch am lebenden Material konnten innerhalb der albicaten Assimilationsgewebezellen Chromatophoren nachgewiesen werden. Es war auch nach 4tägigem Verweilen in 10 % Zuckerlösung keine Stärkebildung innerhalb derselben erfolgt.

Cyperaceae.

Cyperus alternifolius f. v. Sowohl am lebenden Material, als auch nach der Färbung mit Ammoniakfuchsin sind in allen albicaten Assimilationsgewebezellen blasenförmige Chromatophoren mit Leichtigkeit zu erkennen; dieselben sind in allen Zellen von gleichmässiger Grösse und in den lebenden Zellen farblos.

Gramineae.

Oplismenus imbecillus. Die Blätter der untersuchten Pflanzen waren, ganz abgesehen von dem uns hier nicht interessierenden roten Farbstoffe, teils dunkelgrün, teils hellgrün, teils rein weiss gefärbt. In den Assimilationsgewebezellen der hellgrünen Partien sind nun schon am lebenden Material Chromatophoren mit Leichtigkeit zu erkennen; dieselben sind meist nur wenig heller, aber stets merklich kleiner als die normalen Chloro-

plasten. Dahingegen konnte ich innerhalb der rein weissen Partien weder am lebenden Material noch nach der Fixierung mit alkoholischer Sublimatlösung und Färbung mit Jodgrün oder Ammoniakfuchsin irgendwelche als Chromatophoren zu deutende Körper auffinden. Nur ganz vereinzelt fand ich hier in der Umgebung der Gefässbündel einige Zellen mit grünlichen Chromatophoren, die in einigen Fällen auch Vacuolen enthielten. Stets waren diese aber so gross, dass sie mit Leichtigkeit beobachtet werden konnten, während in den übrigen Zellen selbst bei Anwendung der stärksten Vergrösserungen keine Spuren von Chromatophoren sichtbar waren.

Zea japonica. Die Untersuchung des mit 10 % Zuckerlösung injizierten rein weiss gestreiften Blattes ergab, dass auch in den albicaten Zellen stets Chromatophoren vorhanden sind; dieselben sind hier allerdings sehr klein (cf. Fig. 28 u. 29), nach Messungen mit dem Okularmikrometer nur 1/4 so gross (im Durchmesser) als die normalen (Fig. 26). Trotzdem waren sie stets deutlich gefärbt, vielleicht etwas mehr gelblich als die normalen.

Versuch. Stücke von einem Blatte, das, abgesehen von den Gefässbündelscheiden der grünen Teile, ganz stärkefrei war, kamen auf 10 % Zuckerlösung ins Dunkle. Nach 5 Tagen war innerhalb der albicaten Teile namentlich in den Gefässbündelscheiden Stärke gebildet, aber auch in den übrigen albicaten Assimilationsgewebezellen war dieselbe nachweisbar. Bedeutend grössere Stärkemengen waren allerdings innerhalb der grünen Partien gebildet.

7.

Über Proteïnkrystalloide II.

Nachdem es mit Hilfe geeigneter Untersuchungsmethoden gelungen, den Nachweis zu liefern, dass Proteïnkrystalloide in den Kernen der Pteridophyten eine grosse Verbreitung besitzen [1]), lag es nahe, auch die Phanerogamen, von denen bisher nur bei relativ wenigen Arten das Vorhandensein von Krystalloiden innerhalb der Kerne konstatiert war, nach den gleichen Methoden einer umfassenderen Untersuchung zu unterziehen. So konnte ich denn auch bereits in meiner ersten Mitteilung über die Krystalloide (l. c. p. 70 seq.) einige Phanerogamen anführen, in denen der Nachweis von Krystalloiden mit Hilfe der Säurefuchsin-Tinktionsmethode ohne Schwierigkeit ausgeführt werden konnte. Durch eine weitere Ausdehnung dieser Untersuchungen ist es nun inzwischen gelungen, für eine bedeutende Anzahl von Phanerogamen das Vorhandensein von Krystalloiden innerhalb der Kerne nachzuweisen.

Ausserdem fand ich bei dieser Gelegenheit auch bei einigen Pflanzen Krystalloide innerhalb des Chromatophoren und solche ausserhalb der plasmatischen Einschlüsse des Protoplasten, die also entweder im Cytoplasma oder im Zellsaft liegen müssen. Obwohl nun meine diesbezüglichen Untersuchungen noch nicht zum Abschluss gelangt sind, sollen die schon jetzt sicher festgestellten Ergebnisse derselben bereits in dieser Mitteilung mit aufgeführt werden. Eine umfassendere Anwendung der Tinktionsmethoden wird jedoch auch hier sicher noch zu weiteren neuen Ergebnissen führen.

Vor allen Dingen dürfte allerdings eine eingehende experimentelle Untersuchung über die physiologische Funktion

1) cf. »Ueber die Proteïnkrystalloide«. Diese Beiträge p. 54 seq.

der Krystalloide wünschenswert erscheinen; da jedoch meine bisherigen Bemühungen in dieser Hinsicht noch keine sicheren Resultate ergeben haben, muss ich mich in dieser Mitteilung leider auf das morphologische Verhalten der Krystalloide beschränken. In dieser Beziehung dürfte es jedoch auch von einigem Interesse sein, dass es mir gelungen, das Verhalten der Zellkernkrystalloide während der Karyokinese in einem Fall mit Sicherheit zu verfolgen.

1. Die Krystalloide im Zellkern.

A. Eigenschaften und Nachweisung.

Die absolute und relative Grösse der Zellkernkrystalloide ist, wie aus Taf. IV, auf der alle Kerne bei der gleichen Vergrösserung dargestellt sind, sofort ersichtlich ist, wie bei den Farnen, auch bei den Phanerogamen eine sehr verschiedene. Solche Verschiedenheiten finden sich auch sehr häufig zwischen Kernen gleichartiger Zellen, wie z. B. die in Fig. 15 dargestellten Kerne aus der Wandung eines jungen Fruchtknotens von Alectorolophus major zeigen. Im allgemeinen sind allerdings gerade bestimmte Arten durch besondere Grösse der Krystalloide ausgezeichnet, so findet man z. B. ganz enorm grosse Krystalloide innerhalb der reifen Frucht von Alectorolophus major (Fig. 16); auch innerhalb der Blätter von Melampyrum arvense (Fig. 25) und Candollea adnata (Fig. 7) sind sehr grosse Krystalloide anzutreffen. Sehr kleine Krystalloide fand ich dagegen z. B. innerhalb des Blattes von Digitalis grandiflora (Fig. 22) und der Samenknospen von Mimulus Tilingii (Fig. 29). Diese stehen nicht nur ihrer absoluten Grösse nach den erstgenannten ganz bedeutend nach, sondern besitzen auch im Verhältnis zu der übrigen Kernmasse und namentlich zum Nucleolus eine ganz bedeutend geringere Ausdehnung. Uebrigens ist in dieser Beziehung namentlich auch das Entwicklungsstadium ausschlaggebend und trifft man im allgemeinen um so grössere Krystalloide, je älter das betreffende Organ ist.

Ebenso wie in der Grösse herrscht nun ferner auch bezüglich

der Gestalt der Zellkernkrystalloide die grösste Mannigfaltigkeit: Bald treffen wir solche mit sehr regelmässig ausgebildeten Krystallformen verschiedener Art, bald solche, die sich in ihren Umrissen mehr oder weniger der Kugelgestalt nähern. Unter ersteren sind namentlich rhombische Formen sehr häufig, wie z. B. die Fig. 25 dargestellten Krystalloide aus dem Blatt von Melampyrum. Doch scheinen auch reguläre Formen nicht selten vorzukommen, so dürften z. B. die in Fig. 7 abgebildeten Krystalloide aus dem Blatt von Candollea adnata abgestumpfte Octaëder darstellen. Ausserdem findet man nicht selten stäbchen- oder nadelförmige Krystalloide, die auch häufig mehr oder weniger gekrümmt oder gewunden sind, wie z. B. im Blatt von Linum austriacum (Fig. 5) und Rivina humilis (Fig. 21). Sehr verbreitet sind daneben aber auch solche Körper, die überhaupt keine ebenen Flächen mehr deutlich erkennen lassen und in vielen Fällen sogar nahezu oder ganz kugelförmig erscheinen, wie z. B. die Krystalloide im Blatt von Lophospermum scandens (Fig. 27).

Man könnte nun mit Recht die Frage aufwerfen, ob denn alle diese Körper, die in Gestalt und Grösse so sehr von einander abweichen, auch wirklich sämtlich als identische Gebilde zu betrachten sind. Ich muss denn auch in der That die Möglichkeit von stofflichen Verschiedenheiten zwischen den verschiedenen Körpern zugeben, nur so viel kann schon jetzt als völlig sichergestellt gelten, dass die durch die inzwischen noch verbesserten Tinktionsmethoden nachgewiesenen Körper mit anderen bereits bekannten Inhaltskörpern des Kernes, namentlich dem Nucleolus, in keinem Falle identisch sind. Da ferner für irgend welche Differenzen bisher nicht die geringsten Anhaltspunkte vorliegen, werde ich im Folgenden, wie in meiner früheren Mitteilung (cf. l. c. p. 56 und 57) alle innerhalb des Kernes beobachteten Körper, die sich gegen Tinktionsmittel in der sogleich näher zu beschreibenden Weise verhalten, als Krystalloide bezeichnen, ohne damit bestimmt behaupten zu wollen, dass sie alle eine krystallähnliche Struktur besitzen oder auch stofflich alle vollständig übereinstimmen.

Die Nachweisung der Zellkernkrystalloide gelingt nun in günstigen Fällen auch schon an Schnitten vom lebenden Material ohne grosse Schwierigkeiten, namentlich, wenn man die betreffenden Objekte vor dem Schneiden mit 5—10 % Zuckerlösung injiziert oder wenigstens in dieser beobachtet. So ist es z. B. sehr leicht in den Epidermiszellen des Blattes von Lophospermum scandens oder im Assimilationsgewebe von Veronica Andersoni die grossen Krystalloide innerhalb der Kerne zu beobachten (Taf. III, Fig. 37 u. 49). Besitzen jedoch die Krystalloide eine geringere Grösse und wenig bestimmte Form, so kann die direkte Beobachtung am lebenden Material nicht zu einem sicheren Ergebnis führen, da an diesem namentlich auch ein unterscheidendes Merkmal zwischen den Krystalloiden und dem Nucleolus gänzlich fehlt. In solchen Fällen ist man zur Zeit gänzlich auf die Tinktionsmethoden angewiesen, die, wie wir sehen werden, stets eine scharfe Unterscheidung zwischen dem Nucleolus und den Krystalloiden gestatten. So habe ich denn auch meine Untersuchungen fast ganz ausschliesslich an fixiertem und tingiertem Material angestellt.

Indem ich nun bezüglich der Einzelheiten der Untersuchungsmethode auf p. 57 meiner früheren Mitteilung verweise, will ich an dieser Stelle nur auf die Neuerungen, die ich inzwischen an meiner Methode angebracht habe, kurz eingehen.

Zunächst bemerke ich, dass ich meine Beobachtungen neuerdings fast ausschliesslich an Mikrotomschnitten angestellt habe, und ich bin auch zu der Ueberzeugung gelangt, dass man bei derartigen Untersuchungen mit Hilfe des Mikrotoms stets bedeutend schneller und sicherer zum Ziele gelangt, als wenn man aus den betreffenden Objekten direkt oder auch nach der Fixierung freihändig Schnitte anfertigt.

Zur Fixierung bediente ich mich neuerdings fast ausschliesslich der konzentrierten alkoholischen Sublimatlösung; vor dem Eintragen in diese Flüssigkeit wurden die Objekte stets derartig zugeschnitten, dass das Eindringen des Sublimats, das be-

kanntlich die Cuticula nur äusserst langsam zu passieren vermag, möglichst erleichtert wurde.

Ich will übrigens an dieser Stelle noch bemerken, dass auch durch Alkohol allein oder alkoholische Pikrinsäurelösung die Zellkernkrystalloide gut fixiert werden und dass auch an solchem Material in einigen Fällen die Färbung derselben sehr gut gelang. Ob aber namentlich die Fixierung mit Alkohol in allen Fällen zur Nachweisung der Proteïnkrystalloide ausreicht, vermag ich nach den wenigen diesbezüglichen Versuchen nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Immerhin scheint mir dies ziemlich unwahrscheinlich, denn selbst bei der Fixierung mit alkoholischer Sublimatlösung war in einigen Fällen in grösserer Entfernung von den Schnittflächen der fixierten Objekte keine scharfe Färbung der Krystalloide zu erhalten, während dieselbe in der Nähe derselben stets gut gelang.

Das Sublimat hat nur den Nachteil, dass es bei einigen Pflanzen mehr oder weniger intensiv braune Fällungen bewirkt, die sich mit Säurefuchsin meist intensiv rot färben. Uebrigens ist die Zahl derjenigen Pflanzen, bei denen diese Niederschläge die Beobachtung wirklich erheblich beeinträchtigen, doch nur eine geringe; auch sind diese Fällungen meist nur auf ganz bestimmte Zellen beschränkt.

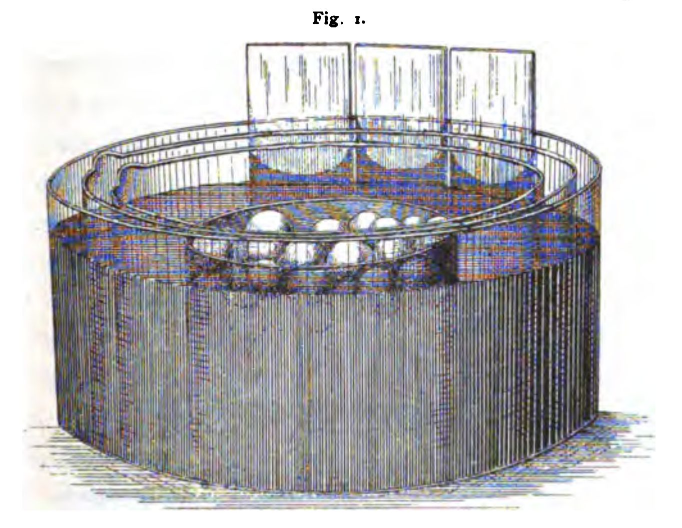
Zum Auswaschen des Sublimats bediene ich mich auch jetzt noch stets einer alkoholischen Jodlösung, bemerke jedoch, dass man bei Objekten, die vor dem vollständigen Auswaschen zur Anfertigung der Mikrotomschnitte in Paraffin übertragen sind und somit direkt Schnitte liefern, die durch die bekannten Sublimatnadeln mehr oder weniger getrübt erscheinen, auch nachträglich noch das Sublimat mit Leichtigkeit entfernen kann. Man braucht zu diesem Zwecke nur die auf dem Objektträger festgeklebten Schnitte nach Entfernung des Paraffins in eine alkoholische Jodlösung zu tauchen. Durch diese Prozedur wird auch die noch zu besprechende Haematoxylinfärbung nicht alteriert.

Zur Tinktion der Krystalloide bediente ich mich ausschliesslich des Säurefuchsins, und zwar beliess ich die auf dem Objekt-

träger festgeklebten Schnitte meist mindestens 24 Stunden in der 0,2 % wässerigen Lösung dieses Farbstoffes, der ich neuerdings, um sie vor der Zersetzung durch Pilze zu schützen, mit gutem Erfolg einige Stücke Kampfer zusetzte.

Da es bei diesen Untersuchungen häufig wünschenswert war, eine grössere Menge von Objektträgern gleichzeitig in die Farbstofflösung tauchen zu können, habe ich mir neuerdings, nachdem ich zuvor mehrere weniger praktische Gefässe angewandt hatte, einen kleinen Apparat zusammengestellt, der sich sehr gut bewährt hat. Derselbe besteht, wie die beistehende Fig. 1 zeigt,

Fig. 1.

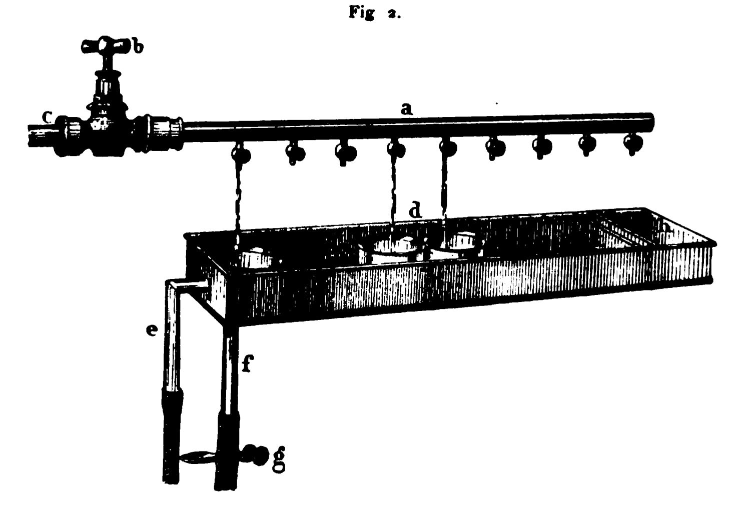


einfach aus einer Anzahl verschieden grosser Krystallisierschalen, die derartig ineinander gestellt werden, dass in dem zwischen zwei Schalen befindlichen Raume die Objektträger senkrecht nebeneinander aufgestellt werden können. Befinden sich dann die Schnitte auf der nach Aussen gekehrten Seite der Objektträger, so ist es natürlich unmöglich, dass sie mit der Wandung der Schale in Berührung kommen, und es ist somit die Möglichkeit, die Schnitte beim Hereinbringen oder Herausnehmen aus dem Apparat zu beschädigen oder abzustreifen völlig ausgeschlossen. Die Krystallisierschalen werden übrigens am besten nicht aufeinander festgeklebt, sondern einfach ineinandergestellt und die innerste, um

ein Auftreiben durch die Flüssigkeit in den äusseren Schalen zu verhindern, durch Schrotkörner oder dergl. belastet. Um endlich die verschiedenen Objekte innerhalb des Apparates von einander unterscheiden zu können, benutzt man zweckmässig mit einem Ausguss versehene Krystallisierschalen. Wenn man dann von dem Ausguss aus immer nach derselben Seite hin fortschreitend die Füllung des Apparates mit Objektträgern ausführt, so hat man nur nötig, sich die Reihenfolge, in der die einzelnen Präparate aufgestellt wurden, zu merken.

Das Auswaschen des Säurefuchsins geschah stets in fliessendem Wasser und zwar habe ich mich zu diesem Zwecke des bereits p. 12 dieser Beiträge erwähnten und an einem anderen Orte [1]) genauer beschriebenen Apparates bedient, an dem ich inzwischen noch eine kleine Vorrichtung angebracht habe, die speziell zum Auswaschen von Schnitten, die auf dem Objektträger festgeklebt sind, dient. Dieser Apparat, von dem Fig. 2 eine verkleinerte Abbildung darstellt, besteht im wesentlichen aus dem

Fig 2.



mit 9 kleinen Hähnen versehenen Messingrohr a und dem zur Aufnahme der auszuwaschenden Objekte dienenden Zinkgefässe. Da jedoch die kleinen Hähne den vollen Druck der Wasserleitung

1) Zeitschrift f. w. Mikrosk. 1890 Bd. VII, p. 3.

nicht auszuhalten vermögen, geschieht der volle Abschluss und die gröbere Regulierung des Wasserstromes mit Hilfe des grossen Hahnes b, der mit Hilfe eines T-Rohres bei c leicht an jedem Wasserleitungshahn seitlich eingeschaltet werden kann. Bei dem Zinkgefässe dient der grössere Raum d zur Aufnahme der in jeder Beziehung sehr empfehlenswerten Steinach'schen Glassiebe; soll das Wasser schnell ablaufen, so wird der Quetschhahn g geöffnet, so dass das Wasser durch das mit dem Boden des Zinkgefässes kommunizierende Rohr f abfliesst; soll das Wasser dagegen langsamer fliessen, so wird der Quetschhahn g geschlossen und das Wasser kann dann nur durch das Rohr e ablaufen, dessen untere Mündung 15 mm von dem Boden des Gefässes entfernt ist, so dass also das Wasser in dem Zinkgefässe 15 mm hoch steht.

Die mit den Schnitten versehenen Objektträger werden in dem Raume h derartig schief aufgestellt, dass die die Schnitte tragende Seite nach unten gerichtet ist. Damit aber das Wasser aus diesem Raum stets von unten abfliesst, ist der Zinkstreifen i nahe seiner unteren Kante siebartig durchbrochen, der etwas niedrigere Zinkstreifen k, der am Grunde nicht durchlöchert ist, dient dazu, ein zu schnelles Sinken der Flüssigkeit in dem Raume h zu verhindern.

Sehr gute Dienste leistete mir bei diesen Untersuchungen auch eine Doppelfärbung mit Säurefuchsin und Haematoxylin. Ich habe dieselbe neuerdings stets in der Weise ausgeführt, dass ich die fixierten Objekte nach dem Auswaschen in toto in eine mehr oder weniger stark verdünnte Delafield'sche Haematoxylinlösung [1]) brachte und in dieser mehrere Stunden bis einen Tag beliess. Meist empfiehlt es sich, die Färbung dann zu unterbrechen, wenn nur die Schnittflächen der betreffenden Objekte intensiv gefärbt sind, man hat dann nur in der Nähe dieser auch intensive Membranfärbung, weiter nach Innen zu aber reine Kernfärbung [2]).

---

1) Dieselbe wird vielfach auch fälschlich als Grenacher'sche Haematoxylinlösung bezeichnet.

2) Um schöne Kernfärbung zu erhalten, ist überhaupt ein sogenanntes »Durch-

Nach der Färbung in Haematoxylin werden dann die Objekte kurze Zeit in Wasser ausgewaschen und dann in der bekannten Weise in Paraffin übertragen und darauf Mikrotomschnitte von denselben angefertigt. Diese werden in der gewöhnlichen Weise mit Säurefuchsin nachgefärbt.

Man kann auf diese Weise Präparate erhalten, in denen innerhalb derselben Kerne der Nucleolus und das Kerngerüst blauviolett, die Krystalloide aber schön rot gefärbt sind (cf. Fig. 7 u. 23); die Haematoxylinfärbung wird nämlich bei dem Verweilen in Säurefuchsin sowie auch bei dem nachherigen Auswaschen nur ganz allmählich geschwächt, und es ist namentlich bei vorausgegangener intensiver Haematoxylinfärbung meist nicht schwierig, eine geeignete Zeitdauer für die Färbung mit Säurefuchsin und das nachherige Auswaschen in fliessendem Wasser zu finden.

Wie übrigens bereits hervorgehoben wurde, ist bei der Durchfärbung mit Haematoxylin die Färbungsintensität der Kerne je nach der Entfernung von der Schnittfläche eine sehr ungleiche, so dass man bei schwacher Färbung leicht alle Uebergänge von sehr intensiv gefärbten zu ganz farblosen Kernen erhalten kann. Werden solche Schnitte dann mit Säurefuchsin nachgefärbt, so erhält man ebenfalls sehr instruktive Bilder.

Besonders hervorheben will ich aber noch an dieser Stelle, dass die Krystalloide im Haematoxylin niemals blau oder violett tingiert werden; sie sind zwar häufig auch bereits innerhalb der allein mit dem genannten Farbstoff gefärbten Kerne sichtbar, sie sind dann aber stets ganz farblos oder schwach gelblich gefärbt (cf. Fig. 8 u. 17), während der Nucleolus stets am intensivsten von dem Haematoxylin tingiert wird. Es kann somit die Doppelfärbung mit Haematoxylin-Säurefuchsin bei der Unterscheidung der Krystalloide und Nucleolen die besten Dienste leisten. Ferner

---

färben« mit Haematoxylin sehr empfehlenswert, da es bedeutend einfacher ist, als ein Färben der einzelnen Schnitte und meist auch bedeutend elegantere Präparate liefert. Nur muss man grössere Stücke stets längere Zeit, oft Tage lang, in der Haematoxylinlösung liegen lassen.

habe ich diese Doppelfärbung aber auch mit bestem Erfolg bei der Beobachtung der Krystalloide während der Karyokinese angewandt. Es heben sich in diesem Falle die roten Krystalloide ebenfalls sehr scharf von den blauvioletten karyokinetischen Figuren ab (cf. Fig. 1—4) [1]).

B. Verbreitung der Krystalloide bei den Phanerogamen.

1. Zusammenfassung. Nach den bislang in der Litteratur vorliegenden Angaben müsste man annehmen, dass bei den Phanerogamen das Vorkommen von Krystalloiden innerhalb der Kerne auf eine ganz geringe Anzahl von Pflanzen beschränkt sei. Dieselben waren ja bisher nur für Lathraea Squamaria, Galtonia candicans, Stylidium adnatum und verschiedene Pinguicula, Utricularia, Aeschynanthus und Pyrola-Arten als konstante Inhaltskörper der Kerne in gewissen Organen nachgewiesen und ausserdem nur noch bei Urtica urens und Campanula trachelium gelegentlich beobachtet worden [2]). Demgegenüber habe ich nun bei 47 Arten, die 10 verschiedenen Familien entstammen, das Vorkommen von Krystalloiden nachweisen können und es kann schon jetzt kein Zweifel darüber bestehen, dass sich ohne allzu grosse Mühe die Zahl dieser Arten noch um das Vielfache würde vermehren lassen; innerhalb einzelner Familien (Scrophulariaceae, Oleaceae u. a.) sind nämlich Krystalloide fast ausnahmslos anzutreffen und in anderen wenigstens sehr verbreitet.

Es weist diese grosse Verbreitung der Krystalloide unstreitig von neuem darauf hin, dass dieselben irgend eine wichtige Funktion besitzen müssen, denn dass gerade die für das gesamte Leben der Pflanze so wichtigen Proteïnstoffe bei so zahlreichen Pflanzen

---

1) Nach Abschluss der in dieser Mitteilung niedergelegten Untersuchungen über die Zellkernkrystalloide fand ich übrigens, dass man auch mit Hilfe der weiter unten näher beschriebenen Säurefuchsin-Kaliumbichromat-Methode sehr scharfe Färbungen der Zellkernkrystalloide erhalten kann.

2) Die diesbezügliche Litteratur wird im speziellen Teil dieses Abschnittes Erwähnung finden.

in so grossen Mengen einfach aus dem Stoffwechsel ausgeschieden werden sollten, ist doch a priori sehr unwahrscheinlich.

Auf der andern Seite steht nun aber fest, dass die Zellkernkrystalloide keineswegs eine allgemeine Verbreitung besitzen; vielmehr habe ich bei der bei weitem grösseren Anzahl von Pflanzen auch unter Anwendung der besten Methoden ganz vergeblich nach Krystalloiden gesucht.

Es liegt nun jedenfalls die Frage nahe, ob sich nicht aus der Verbreitung der Krystalloide irgendwelche Schlüsse auf die Funktion derselben ziehen lassen würden, insofern vielleicht irgendwelche Beziehungen zwischen dem Vorkommen der Krystalloide und dem Standort oder der Lebensweise bestehen könnten. Derartige Beziehungen sind aber bisher in keiner Weise hervorgetreten, vielmehr wurden Krystalloide innerhalb der denkbar verschiedensten Pflanzen angetroffen. Sie finden sich sowohl bei Kräutern (Linaria vulgaris, Phyteuma spicatum u. a.), als auch bei Sträuchern (Syringa, Ligustrum u. a.) und Bäumen (Paulownia imperialis, Fraxinus excelsior u. a.), ausser bei zahlreichen Landpflanzen auch bei echten Sumpf- und Wasserpflanzen (Menyanthes trifoliata und Limnanthemum nymphaeoides). Krystalloide sind ferner ausser bei zahlreichen sich selbst ernährenden Gewächsen, bei echten Schmarotzern (Lathraea) und bei solchen Pflanzen anzutreffen, die, obwohl sie Chlorophyll enthalten, mit den Wurzeln fremder Gewächse verwachsen (Melampyrum, Alectorolophus u. a.), während auf der andern Seite auch echte Parasiten, wie Cuscuta und Orobanche, gänzlich frei von Krystalloiden sind. Ebenso giebt es endlich unter den sogenannten insektenfressenden Pflanzen solche mit und solche ohne Krystalloide, wie Pinguicula und Utricularia auf der einen und Drosera und Nepenthes auf der andern Seite.

Wenn somit aus der Verbreitung der Krystalloide keine Schlüsse auf die Funktion derselben gezogen werden können, so könnte man ferner die Frage aufwerfen, ob dieselbe nicht für die verwandtschaftlichen Beziehungen der verschiedenen Arten gewisse Anhaltspunkte zu liefern im Stande sein möchte. In der

That sind ja manche Familien ganz besonders reich an Arten, die Krystalloide enthalten; so liessen sich in 23 von den bisher untersuchten 27 Arten der Scrophulariaceen Krystalloide mit Sicherheit nachweisen, ferner bei 8 von den 9 untersuchten Arten der Oleaceen.

Sodann werden auch die meisten derjenigen Familien, in denen Krystalloide verbreitet sind, in den zur Zeit herrschenden Pflanzensystemen nahe zusammengestellt; es gilt dies namentlich von den Scrophulariaceen, Lentibulariaceen, Gesneraceen, Bignoniaceen und Verbenaceen, dann auch von den Gentianeen und Oleaceen, Campanulaceen und Candolleaceen. Ausserhalb dieser Familien sind zur Zeit nur bei Urtica urens, Galtonia candicans, Hippuris vulgaris, Linum austriacum und zwei Phytolaccaceen Zellkernkrystalloide beobachtet.

Auf der andern Seite ist nun aber zu beachten, dass auch bei den obengenannten Familien sich keineswegs in allen Arten Krystalloide nachweisen liessen. Allerdings ist es ja möglich, dass auch diesen Arten die Fähigkeit der Krystalloidbildung nicht abgeht, dass dieselben vielleicht nur in dem gerade untersuchten Entwicklungsstadium oder infolge ungünstiger Ernährungsverhältnisse oder dergl. fehlten. Hierüber wird sich natürlich erst dann Aufschluss erlangen lassen, wenn wir über die physiologische Bedeutung der Krystalloide besser unterrichtet sein werden. Es ist auch im höchsten Grade wahrscheinlich, dass sich dann die Untersuchungen über die Verbreitung der Krystalloide überhaupt mit viel günstigerem Erfolge werden ausführen lassen, und ich habe deshalb auch meine diesbezüglichen Bemühungen vorläufig abgebrochen, nachdem es mir gelungen, den Nachweis zu liefern, dass die Krystalloide eine viel grössere Verbreitung besitzen, als man bisher annahm.

Immerhin ist schon jetzt beachtenswert, dass in der den Scrophulariaceen auch heute noch häufig unmittelbar an die Seite gestellten Familie der Labiaten Krystalloide gänzlich zu fehlen scheinen;

wenigstens habe ich bei 4 verschiedenen Arten dieser Familie in den verschiedensten Organen ganz vergeblich nach Krystalloiden gesucht, auch bei den 3 untersuchten Acanthaceen fehlten dieselben gänzlich, ebenso bei Orobanche. Welchen systematischen Wert man nun aber diesem unterscheidenden Merkmale beimessen soll und ob man auf der andern Seite aus meinen Untersuchungen gar auf eine nähere Verwandtschaft zwischen den Oleaceen und Scrophulariaceen oder dergl. schliessen soll, lasse ich vorläufig dahingestellt.

Gehen wir nun zu der Frage über, in welchen Organen und in welchen Gewebesystemen Zellkernkrystalloide anzutreffen sind, so ist zunächst hervorzuheben, dass auch in dieser Hinsicht bei den verschiedenen Pflanzen grosse Verschiedenheiten zu beobachten sind. Bei manchen Gewächsen führen fast alle lebenden Zellen grosse Mengen von Krystalloiden, so z. B. bei Melampyrum arvense, bei andern sind dieselben dagegen auf ganz bestimmte Organe oder ein einzelnes Gewebesystem beschränkt. So ist namentlich die Fruchtknotenwandung häufig durch einen besonderen Reichtum an Zellkernkrystalloiden ausgezeichnet. Sodann finden sich dieselben auch sehr häufig im ausgewachsenen Blatte und zwar sind sie hier bei manchen Pflanzen (z. B. Candollea adnata) in nahezu allen lebenden Zellen anzutreffen, bei anderen entweder auf die Epidermis oder auf das Assimilationsgewebe beschränkt; ersteres ist z. B. der Fall bei Linum austriacum, das auch in der Fruchtknotenwandung nur innerhalb der Epidermiszellen Krystalloide enthält, während z. B. bei Linaria cymbalaria nur innerhalb des Assimilationsgewebes Kerne anzutreffen sind; bisweilen sind endlich auch die parenchymatischen Elemente der Gefässbündel bevorzugt, so z. B. im Blatt von Tecoma jasminoides.

Ferner finden sich auch innerhalb der parenchymatischen Zellen des Stengels und der Wurzel nicht selten Zellkernkrystalloide; ersteres wurde z. B. bei Linaria vulgaris, letzteres bei Alectorolophus major beobachtet.

Bei der letztgenannten Pflanze wurden auch innerhalb des Kelches, der Blumenkrone und der Filamente Krystalloide angetroffen. Innerhalb der Samenknospe fand ich dieselben bei Mimulus Tilingii, übrigens wurden dieselben an diesem Orte ja schon von Radlkofer bei Lathraea squamaria beobachtet.

Ebensowenig wie es bisher gelungen ist, für dies verschiedenartige Auftreten der Krystalloide irgend eine Erklärung zu geben, ebensowenig war es auch zur Zeit möglich, aus den obigen Beobachtungen irgendwelche Schlüsse über die Funktion der Krystalloide abzuleiten.

2. Spezielle Beobachtungen. Im Folgenden sollen zunächst alle diejenigen Familien ausführlich besprochen werden, innerhalb derer bisher Krystalloide gefunden wurden, wobei auch die älteren Beobachtungen der Vollständigkeit halber erwähnt werden sollen. Sodann folgt eine kurze Aufzählung derjenigen Arten, bei denen ich vergeblich nach Zellkernkrystalloiden gesucht habe, unter gleichzeitiger Angabe derjenigen Organe, die ich auf Krystalloide untersucht habe.

Alle Beobachtungen, bei denen nicht ausdrücklich andere Angaben gemacht werden, beziehen sich auf Mikrotomschnitte von Sublimat-Alkohol-Material, die in der oben geschilderten Weise mit Haematoxylin und Säurefuchsin gefärbt waren. Ferner will ich an dieser Stelle noch hervorheben, dass ich, wenn nicht das Gegenteil ausdrücklich angegeben wird, stets völlig ausgewachsene, aber noch durchaus gesunde Blätter zur Untersuchung verwandt habe. Den Fruchtknoten untersuchte ich im allgemeinen nach dem Verblühen, aber vor der Reife, meist in verschiedenen Stadien; und zwar wurde hierbei in erster Linie stets die Fruchtknotenwandung berücksichtigt, meist wurden aber auch die Samenknospen mit untersucht.

Bezüglich der Anordnung der Pflanzen habe ich mich wieder Durand's »Index generum plantarum« angeschlossen.

Lineae.

1. Linum austriacum. Im Blatte enthalten die Epidermiszellen der Ober- und Unterseite in fast allen Kernen je ein meist ziemlich grosses nadelförmiges Krystalloid, das häufig deutlich gekrümmt ist (cf. Fig. 5, Taf. IV). Aehnliche, wenn auch meist etwas kleinere Krystalloide beobachtete ich innerhalb einer noch unreifen Fruchtkapsel fast überall in den nach aussen gekehrten Epidermiszellen der Wandung (cf. Fig. 6).

Dahingegen suchte ich vergeblich nach Krystalloiden in Blatt und Frucht von Linum flavum und im Blatt von Erythroxylon Coca.

Halorageae.

Bei Hippuris vulgaris wurden bereits früher Zellkernkrystalloide in der Epidermis des Blattes und Stengels beobachtet (cf. Heft I, p. 71). Dahingegen habe ich neuerdings bei Myriophyllum spicatum weder im Blatt noch im Fruchtknoten Krystalloide auffinden können.

Candolleaceae.

Bei Candollea (= Stylidium) adnata R. Br. fand Raunkjär [1]) rhombische Zellkernkrystalloide in der Epidermis des Blattes, des Kelches und der Krone. Nach meinen Untersuchungen sind dieselben bei dieser Pflanze aber keineswegs auf die Epidermis beschränkt; vielmehr konnte ich

a) im Blatte auch in den Zellen des Assimilationsgewebes meist ein sehr grosses oder mehrere kleinere Krystalloide innerhalb der Kerne beobachten. Dieselben besitzen meist eine sehr regelmässige Gestalt und dürften wohl abgestumpfte reguläre Octaëder darstellen (cf. Fig. 7 u. 8). Ausserdem ist in den mit Haematoxylin gefärbten Kernen ein Nucleolus deutlich sichtbar.

1) cf. Botan. Jahresbericht 1887. 2. Abt. p. 558.

b) Fruchtknoten. Innerhalb des subepidermalen Assimilationsgewebes ist in fast allen Kernen ein grosses Krystalloid sichtbar, etwas kleinere Krystalloide finden sich in den Kernen der Epidermiszellen.

Campanulaceae.

Indem ich bezüglich der Einzelheiten auf p. 71—73 des ersten Heftes dieser Mitteilungen verweise, will ich hier nur noch einmal kurz wiederholen, dass bereits von H. Schenck in den Haaren von Campanula trachelium Proteïnkrystalloide beobachtet waren, dass ferner bereits 1866 A. Vogl die Krystalloide in der Wurzel dieser Pflanze gesehen hat, wenn er sie auch nicht als solche erkannt hat. Ausserdem werden an a. O. auch bereits 4 Campanula-Arten aufgezählt, in denen Zellkernkrystalloide nachgewiesen werden konnten, und zwar finden sich dieselben hier namentlich in den Epidermiszellen der Fruchtknotenwandung, ausserdem aber auch im Palisadenparenchym des Blattes und den parenchymatischen Zellen der Wurzel. Neuerdings habe ich nun noch folgende Beobachtungen an andern Campanulaceen gemacht:

1. Phyteuma spicatum. a) Fruchtknoten. In der Epidermis und teilweise auch in der subepidermalen Schicht grosse nadelförmige Krystalloide innerhalb der Kerne.

b) Blatt. Keine Krystalloide beobachtet.

2. Phyteuma orbiculare. Fruchtknoten. Ebenfalls in der äusseren Epidermis und stellenweise auch in der darunter gelegenen Schicht grosse langgestreckte, zum Teil gekrümmte Krystalloide.

Keine Krystalloide fand ich dahingegen bei Specularia Speculum, Canarina Campanula und Musschia Wollastoni. Von der ersteren Art wurde Blatt und Fruchtknoten, von den beiden anderen nur das Blatt untersucht.

Ericaceae.

Bei verschiedenen Pyrola-Arten hat Raunkjär [1]) Zell-

1) Botan. Jahresbericht 1882, p. 409 und 1883, p. 160.

kernkystalloide entdeckt; sie finden sich hier, wie ich nach meinen eigenen Untersuchungen nur völlig bestätigen kann, namentlich im Blütenboden, ausserdem aber auch in Stengel und Blatt.

Oleaceae.

In der Familie der Oleaceen sind Zellkernkrystalloide offenbar sehr verbreitet; ich habe dieselben bisher nur im Blatt von Osmanthus aquifolius vergeblich gesucht [1]).

1. Forsythia suspensa. Blatt. In allen Zellen des Assimilationsgewebes, sowie auch in den parenchymatischen Elementen der Gefässbündel enthalten die Kerne meist sehr zahlreiche kleine, rundliche oder etwas in die Länge gestreckte, zuweilen aber auch ein einzelnes grosses Krystalloid (Fig. 10).

2. Fraxinus pensylvanica. Blatt. Namentlich in den grösseren Gefässbündeln enthalten die parenchymatischen Elemente häufig zahlreiche Krystalloide innerhalb der Kerne; dieselben sind selten regelmässig und geradlienig begrenzt, meist klein und rundlich. In den die kleineren Gefässbündel umgebenden Zellen fand ich jedoch stellenweise auch grosse regelmässig viereckige Krystalloide innerhalb der Kerne.

3. Fraxinus excelsior. Unreife Frucht. In der Epidermis und dem darunter gelegenen Parenchym wurden in den meisten Kernen ein oder mehrere zum Teil sehr regelmässig ausgebildete Krystalloide beobachtet.

4. Jasminum azoricum. Blatt. Im Assimilationsgewebe fand ich teils ziemlich kleine und zahlreiche, teils grosse und gradlinig begrenzte Krystalloide.

5. Jasminum Wallichianum, a) Blatt. In allen

---

1) Nachträgliche Anmerkung. Nach Abfassung des vorliegenden Manuskriptes fand ich, dass in den Knospenschuppen von Fraximus excelsior bereits von F. Schaar (cf. Sitzungsberichte d. kais Akademie d. W. in Wien. Mathem.-nat. Cl. Bd. XCIX. Abth. I. 1890. p. 298 u 299) Zellkernkrystalloide beobachtet sind. Dieselben sollen hier nach den Beobachtungen des genannten Autors während des Auswachsens der Knospen nicht gelöst werden.

Zellen des Assimilationsgewebes zahlreiche meist sehr kleine, stellenweise aber auch regelmässig eckige Krystalloide.

b) Grosse Mengen von Krystalloiden enthalten die parenchymatischen Zellen des Kelches; fast ganz erfüllt von Krystalloiden sind ferner die Kerne in den Parenchymzellen der Carpelle (Fig. 12) und speziell der Placenta; auch im unreifen Samen wurden Krystalloide beobachtet.

6. Ligustrum vulgare. Blatt. Sehr zahlreiche kleine Krystalloide in allen Assimilationsgewebezellen (Fig. 11).

7. Syringa vulgaris. a) Blatt. Krystalloide in allen Kernen des Assimilationsgewebes, meist ein sehr grosses regelmässig viereckiges (Fig. 9).

b) Fruchtknotenwandung. Innerhalb des subepidermalen Parenchyms meist ein octaëderähnliches Krystalloid in den Kernen, stellenweise auch mehrere.

8. Visiania paniculata. Blatt. Im Assimilationsgewebe enthalten fast alle Kerne zahlreiche zum Teil ziemlich grosse Krystalloide.

Gentianeae.

Unter den Gentianeen habe ich vergeblich nach Zellkernkrystalloiden gesucht bei Gentiana acaulis (Blatt und Frucht) G. cruciata (Bl. u. Fr.), G. lutea (Bl.) und Erythraea Centaurium (Bl. u. Fr.); dahingegen fand ich dieselben bei den folgenden beiden in die Tribus der Menyantheae gehörigen Arten:

1. Menyanthes trifoliata. a) Blatt. Zahlreiche Zellen des Assimilationsgewebes enthalten ein grosses meist kantig begrenztes Krystalloïd, selten 2 oder 3.

b) Fruchtknoten. In den innersten Schichten des Pericarps wurde innerhalb mancher Zellkerne ein ziemlich regelmässig ausgebildetes Krystalloid beobachtet, das den ebenfalls sichtbaren Nucleolus an Grösse weit übertraf (Fig. 20).

c) Wurzelspitze. Keine Krystalloide nachweisbar.

2. Limnanthemum nymphaeoides. a) Blatt. In der Epidermis und dem Palisadenparenchym fast überall ein grosses gradlinig begrenztes, aber ziemlich unregelmässig gestaltetes Krystalloid. Im Schwammparenchym finden sich kleinere Krystalloide, stellenweise fehlen dieselben hier auch gänzlich.

b) Fruchtknoten. Keine Krystalloide beobachtet.

Scrophulariaceae.

Unter den Scrophulariaceen befindet sich bekanntlich diejenige Pflanze, bei der überhaupt zuerst Zellkernkrystalloide beobachtet wurden: Lathraea Squamaria [1]). Ein weiteres Vorkommen von Krystalloiden war dagegen bis vor Kurzem innerhalb dieser Familie nicht bekannt. Im ersten Hefte dieser Beiträge (p. 74 und 75) wurde jedoch bereits mitgeteilt, dass Zellkernkrystalloide auch im Blatt und Stengel von Mimulus Tillingi, sowie im Blatt und der Fruchtknotenwandung von Verbascum Blattaria vorkommen. Neuere Untersuchungen haben nun ergeben, dass bei den Scrophulariaceen fast allgemein Krystalloide angetroffen werden, dass sie jedenfalls bei der bei weitem grösseren Anzahl der Vertreter dieser Familie vorkommen. Vergeblich suchte ich bisher Zellkernkrystalloide nur bei folgenden Arten: Gratiola officinalis (Stengel, Blatt und Frucktknoten), Nemesia floribunda (Bl. u. Fr.), Euphrasia officinalis (Bl. u. Fr.) und Calceolaria rugosa (Bl.).

Bemerkenswert ist, dass ich bei der erstgenannten Art nadelförmige Krystalloide ausserhalb des Kernes antraf, die im letzten Abschnitt dieser Mitteilung näher besprochen werden sollen.

---

1) cf. Radlkofer, Ueber Krystalloide proteïnartiger Körper. Leipzig 1859. Von Bentham und Hooker, sowie auch von Durand wird diese Pflanze allerdings zu den Orobancheen gerechnet. Ich glaube mich jedoch in dieser Beziehung der neuerdings wohl ziemlich allgemein angenommenen Ansicht anschliessen zu sollen, nach der Lathraea zu den Scrophulariaceen gerechnet wird. Man könnte übrigens in der grossen Verbreitung der Krystalloide bei Lathraea einen neuen Beweis für die Zugehörigkeit derselben zu den Scrophulariaceen sehen und ein unterscheidendes Merkmal von Orobanche, bei der Proteïnkrystalloide gänzlich fehlen.

Es folgt nun eine kurze Besprechung derjenigen Arten, bei denen neuerdings Zellkernkrystalloide nachgewiesen werden konnten.

1. Alectorolophus major. a) Blatt. Nur in der Epidermis vereinzelte Krystalloide beobachtet.

b) Fruchtknoten kurz nach der Blüte. Innerhalb der Wandung Mengen von verschiedenartig gestalteten Krystalloiden in der Epidermis und den subepidermalen Zellen (Fig. 15). Auch in den Samenknospen stellenweise kleine Krystalloide, namentlich innerhalb der Epidermiszellen.

c) Aelterer Fruchtknoten. Ein oder wenige sehr grosse, oder zahlreiche kleinere Krystalloide innerhalb der Fruchtknotenwandung, weniger grosse Krystalloide in den Epidermiszellen der Samenknospen.

d) Nahezu ausgewachsene aber noch unreife und völlig grüne Frucht. In der Epidermis und den parenchymatischen Zellen der Carpelle enthalten die Kerne ganz enorm grosse Krystalloide (cf. Fig. 16). Die Kerne sind häufig gekrümmt und gewunden. Innerhalb der Samenknospen finden sich im Knospenkern stellenweise, in der Epidermis fast ausnahmslos grosse Krystalloide. Im Endosperm fehlen Krystalloide dagegen gänzlich, während hier überall ein grosser Nucleolus sichtbar ist.

e) Blumenkrone. In der Epidermis und stellenweise auch im Mesophyll grosse Krystalloide; ebenso enthielten Filament und Connectiv grosse Massen von Krystalloiden und zwar in allen parenchymatischen Zellen; auch innerhalb des schwachgrünen Kelches waren in der Epidermis und dem Mesophyll die Kerne fast ganz von Krystalloiden erfüllt.

f) Alte Wurzel. In den lebenden Zellen des Holzkörpers fehlen Krystalloide. Dahingegen befinden sich in den parenchymatischen Zellen der Rinde sehr grosse und zahlreiche.

2. Alectorolophus minor. Fruchtknoten. Grosse Krystalloide in der Epidermis und in den meisten Zellen der Fruchtknotenwandung.

3. Digitalis grandiflora. Blatt, am 24. April

fixiert [1]. Innerhalb des Schwamm- und Palisadenparenchyms enthalten zahlreiche, jedoch bei weitem nicht alle Zellen kleine meist etwas längliche Krystalloide, oft mehrere in einem Kerne (Fig. 22).

4. Halleria lucida. Blatt. In der Epidermis und in den parenchymatischen Elementen der Gefässbündel finden sich sehr zahlreiche kleine Krystalloide in den Kernen, dieselben sind meist rundlich, häufig aber auch deutlich in die Länge gestreckt. Stellenweise sind auch einige Krystalloide im Assimilationsgewebe anzutreffen.

5. Linaria cymbalaria. Blatt. In jeder Zelle des Schwamm- und Palisadenparenchyms ein (selten mehrere) zum Teil ziemlich grosses Krystalloid innerhalb des Kernes.

6. Linaria vulgaris. a) Blatt. In den mittelsten Schichten des Blattes enthalten die Kerne sehr zahlreiche meist langgestreckte Krystalloide, namentlich in der Umgebung des Gefässbündels (Fig. 28).

b) Stengel. In den Markzellen enthalten die Kerne fast sämtlich ziemlich grosse und zahlreiche Krystalloide.

c) Wurzel. Keine Krystalloide beobachtet.

7. Lophospermum scandens. Blatt. In der Epidermis der Ober- und Unterseite enthalten die Kerne ausser dem relativ kleinen Nucleolus ein grosses rundliches Krystalloid, das namentlich bei Blättern, die vor dem Schneiden mit 5 % Zuckerlösung injiziert waren, auch innerhalb der lebenden Zelle gut zu beobachten ist (Taf. III. Fig. 37). Dasselbe erscheint auch hier stets ganz oder nahezu kugelförmig; das Verhalten gegen Tinktionsmittel kann aber keinen Zweifel darüber lassen, dass wir es hier mit einem Krystalloid zu thun haben (Taf. IV, Fig. 27). Auch in jungen Blättern, die noch lange nicht ausgewachsen waren, waren rundliche Krystalloide in den Kernen der Epidermiszellen sichtbar, dieselben waren auch hier stets in Einzahl und etwa von der

---

1) Ich setze hier und an einigen weiteren Stellen das Datum der Untersuchung hinzu, weil es mir nach anderen Erfahrungen nicht unwahrscheinlich, dass man zu späterer Zeit grössere Mengen von Krystalloiden finden wird.

Grösse der Nucleolen, von denen sie sich mit Hilfe der Säurefuchsin-Tinktionsmethoden leicht unterscheiden liessen (Fig. 24). Besonders gross sind die Krystalloide in den Endzellen der Köpfchenhaare, sie sind aber auch hier stets ganz oder fast ganz kugelrund.

8. Melampyrum arvense. a) Blatt. In allen Zellen des Assimilationsgewebes ein oder mehrere sehr grosse Krystalloide, die fast den ganzen Kern ausfüllen, meist von ebenen Flächen begrenzt und von regelmässiger Gestalt sind.

b) Fruchtknoten. In der Wandung enthalten die Epidermis- und alle parenchymatischen Zellen grosse Mengen von Krystalloiden; ebenso finden sich dieselben auch innerhalb der Samenknospen. Das Verhalten dieser Krystalloide während der Karyokinese wird im nächsten Kapitel gesondert besprochen werden.

9. Melampyrum pratense. a) Blatt. In fast allen Zellen des Assimilationsgewebes befinden sich grosse Krystalloide; dieselben sind teils nadelförmig, teils besitzen sie auch regelmässig ausgebildete Krystallformen (Fig. 25).

b) Unreife Frucht. In fast allen Zellen des Pericarps sind grosse Mengen von Krystalloiden enthalten (Fig. 13), ebenso auch innerhalb der Epidermis der Samenknospen und stellenweise auch im Gewebe des Knospenkerns.

10. Mimulus Tillingi. Für das Blatt wurde bereits früher (cf. p. 74) das Vorkommen von Krystalloiden nachgewiesen. Neuerdings habe ich nun auch ein Blatt, das 8 Tage lang verdunkelt war, untersucht und fand hier in fast allen Mesophyllzellen ziemlich grosse Krystalloide.

b) Fruchtknoten aus einer soeben entfalteten Blüte. In der Epidermis der Fruchtknotenwandung und den darunter liegenden Schichten finden sich ziemlich grosse Krystalloide. Ein oder wenige sehr kleine stäbchenförmige Krystalloide sind auch in fast allen Zellen des Knospenkerns sichtbar (Fig. 29); leider konnten an dem betreffenden Objekte keine Karyokinesen beobachtet werden.

c) Corolle. In fast allen Epidermiszellen und auch in vielen

Mesophyllzellen enthalten die Kerne ziemlich kleine, meist langgestreckte Krystalloide.

11. Paulownia imperialis. Blatt. Innerhalb des Schwamm- und Palisadenparenchyms fast in jedem Kerne ein oder zahlreiche und dann meist zu mehr oder weniger gekrümmten Reihen angeordnete Krystalloide (cf. Fig. 14).

12. Pedicularis silvatica. a) Blatt. In vereinzelten Mesophyllzellen wurden sehr lange stäbchenförmige Krystalloide beobachtet, die teils sehr zart, teils dicker waren; die meisten Kerne sind aber frei von Krystalloiden.

b) Fruchtknoten und Stengel. Keine Krystalloide beobachtet.

13. Pentstemon Digitalis. Blatt, am 15. Mai fixiert. In ganz vereinzelten Mesophyllzellen wurden kleine rundliche Krystalloide beobachtet, die nahezu dieselbe Grösse besassen, wie der Nucleolus.

14. Phygelius capensis. Blatt. In jedem Kerne des Assimilationsgewebes befand sich ein ziemlich grosses meist kantig begrenztes, häufig etwas langgestrecktes Krystalloid. Innerhalb der Epidermis wurden ebenfalls Krystalloide beobachtet, dieselben waren meist kleiner als die im Assimilationsgewebe.

15. Russelia juncea. a) Blatt. In den Kernen der Epidermis und des Assimilationsgewebes fast überall ein sehr regelmässig vierkantiges oder mehrere kleinere Krystalloide (Fig. 26).

b) Frucht. Innerhalb der Epidermis und der darunter gelegenen Schichten sind ebenfalls fast überall grosse und regelmässig viereckige Krystalloide in den Kernen enthalten, meist in Einzahl, selten zu mehreren.

16. Scrophularia scorodosmia. a) Blatt, am 24. April fixiert. In der innersten Schicht ganz vereinzelt kleine längliche Krystalloide innerhalb der Kerne beobachtet (Fig. 19).

b) Junger Stengel. Keine Krystalloide nachweisbar.

17. Torenia asiatica. Blatt. Innerhalb der ziemlich kleinen Kerne finden sich Krystalloide fast überall in den unter-

halb der Palisadenschicht gelegenen Zellen, ferner auch in der Umgebung der Gefässbündel und auch sonst stellenweise im Schwammparenchym. Dieselben sind meist stabförmig, doch wurden auch octaëderähnliche beobachtet.

18. Veronica Andersoni f. v. Soeben ausgewachsenes Blatt, frisches Material. In allen Zellen des Assimilationsgewebes sind ziemlich grosse Krystalloide sichtbar. Die Beobachtung gelang namentlich leicht innerhalb der albicaten Zellen, in denen die Krystalloide übrigens ungefähr die gleiche Grösse besitzen wie in den grünen Zellen. Sie sind bald regelmässig octaëderförmig, bald mehr rundlich (Fig. 44, Taf. III.).

Eines der beiden ältesten der noch aneinander haftenden Blätter einer Pflanze, deren Spitze vor 3 Wochen ins Dunkle geleitet war und bereits zu etiolieren anfing, zeigte ebenfalls in jeder Zelle des Assimilationsgewebes und der Epidermis ein ziemlich grosses Krystalloid innerhalb der Kerne; dasselbe war meist von rundlicher Form und erheblich grösser als der Nucleolus.

19. Veronica Chamaedrys. a) Blatt. In jedem Kerne des Schwamm- und Palisadenparenchyms sind ein oder wenige zum Teil ziemlich grosse Krystalloide sichtbar; dieselben sind meist rundlich, selten etwas in die Länge gestreckt.

b) Stengel. In den parenchymatischen Zellen des Markes und der Rinde kleine Krystalloide.

20. Veronica nitida. a) Blatt. Namentlich in der Nähe der Gefässbündel sind sehr grosse Krystalloide in den Kernen enthalten, bald in Einzahl, bald zu mehreren. Dieselben finden sich aber auch in fast allen andern Zellen des Schwammparenchyms, sowie auch im Palisadenparenchym und der Epidermis.

b) Stengel. In dem Mark- und Rindenparenchym, sowie in dem subepidermalen Parenchym sind ein oder wenige, meist rundliche, zum Teil sehr grosse Krystalloide sichtbar.

21. Veronica salicifolia. Blatt. In den Zellen der Gefässbündelscheide enthält jeder Kern ein meist ziemlich grosses octaëderähnliches Krystalloid; auch im Assimilationsgewebe sind

stellenweise Krystalloide innerhalb der Kerne sichtbar, dieselben sind dann meist kleiner.

Auch bei jungen noch völlig zusammengefalteten Blättern waren im Mesophyll stellenweise Krystalloide sichtbar, dieselben waren bald grösser bald kleiner als der Nucleolus, von dem sie aber mit Hilfe der Säurefuchsin-Haematoxylin-Doppelfärbung stets sicher unterschieden werden konnten (cf. Fig. 23). Allerdings war die Fixierung bei diesen plasmareichen Zellen nur in der Nähe der Schnittfläche eine ganz vollkommene, in einiger Entfernung von derselben gelang infolge dessen die Tinktion weniger gut.

Lentibulariaceae.

Das Vorkommen von Zellkernkrystalloiden bei den Lentibulariaceen wurde zuerst von J. Klein nachgewiesen [1]). Dieser Autor beobachtete dieselben in verschiedenen Geweben von Pinguicula vulgaris und Utricularia.

Gesneraceae.

Von Raunkjär [2]) wurden bei 4 verschiedenen Aeschynanthus-Arten rhombische Zellkernkrystalloide beobachtet. Dieselben sollen hier nach den Angaben dieses Autors auf die Epidermis beschränkt sein und namentlich in den Blättern angetroffen werden. Ich untersuchte aus dieser Familie:

Gloxinia hybrida, Blatt. In ganz vereinzelten Zellen des Gefässbündelparenchyms waren 1—3 kleine rundliche Krystalloide innerhalb der Kerne sichtbar; dieselben waren nach der Doppelfärbung mit Haematoxylin-Säurefuchsin intensiv rot gefärbt, während der überall vorhandene Nucleolus auch in diesen Kernen eine intensiv blaue Farbe besass.

Ganz vergeblich suchte ich dagegen bei folgenden Arten nach Krystalloiden: Columnea Schiedeana (Blatt, Fruchtknoten

---

1) Pringsheim's Jahrb. f. w. Bot. Bd. XIII. p. 60.

2) Botan. Jahresbericht 1887. Abt. II. p. 558.

und Stengel), Scheeria mexicana (Bl.) und Trevirana grandiflora (Bl.).

Bignoniaceae.

1. Bignonia floribunda. Blatt. Zahlreiche zum Teil sehr grosse Krystalloide in allen Kernen des Assimilationsgewebes und der Epidermis.

2. Catalpa syringaefolia. Blatt. Im Palisaden- und Schwammparenchym, sowie in der Epidermis fast überall Krystalloide in den Kernen; meist ein grosses stabförmiges.

3. Tecoma jasminoides. Blatt. Ein sehr grosses oder zahlreiche kleine Krystalloide in den Kernen der parenchymatischen Zellen der grösseren Gefässbündel. Einige kleinere Krystalloide auch stellenweise in der Epidermis und im Assimilationsgewebe.

4. Tecoma radicans. Blatt. Keine Krystalloide beobachtet.

Verbenaceae.

1. Clerodendron Thompsoni. Blatt. In den Kernen des Palisadenparenchyms wurde fast überall ein ziemlich grosses Krystalloid beobachtet, dasselbe war bald etwas kantig, bald mehr rundlich, selten etwas gestreckt (Fig. 17 u. 18). Kleinere Krystalloide befanden sich in der darunter gelegenen Schicht, während dieselben in dem eigentlichen Schwammparenchym und der Epidermis gänzlich fehlten.

2. Verbena officinalis. a) Blatt. In der Umgebung der grösseren Gefässbündel enthielten die Kerne der parenchymatischen Zellen meist ein ziemlich grosses Krystalloid.

b) Fruchtknoten. Keine Krystalloide beobachtet.

3. Verbena venosa. Blatt. Keine Krystalloide beobachtet.

Phytolaccaceae.

1. Ledenbergia rosea. Blatt. In allen Kernen des

Mesophylls befinden sich ein oder mehrere Krystalloide; dieselben sind teils rundlich, teils länglich und meist grösser als der ebenfalls sichtbare Nucleolus.

2. Rivina humilis. Blatt. Sowohl innerhalb des Assimilationsgewebes als auch innerhalb der Epidermis sind im Kerne nahezu jeder Zelle ein oder mehrere Krystalloide enthalten, die meist sehr zart und nadelförmig sind, häufig auch mehr oder weniger gekrümmt (cf. Fig. 21).

Urticaceae.

Ueber die Urticaceen liegt eine kurze Angabe von Kallen [1]) in der Litteratur vor; derselbe beobachtete in einigen Fällen Zellkernkrystalloide innerhalb der Borstenhaare von Urtica urens. Ich untersuchte mit gänzlich negativem Erfolg: Humulus lupulus (Blatt), Morus alba (Bl. und Fruchtknoten) und Urtica macrophylla (Bl.).

Liliaceae.

Unter den Liliaceen wurde für Galtonia candicans von Leitgeb [2]) das Vorkommen von Zellkernkrystalloiden nachgewiesen. Dieselben scheinen in dieser Familie aber keineswegs eine allgemeine Verbreitung zu besitzen, wenigstens habe ich bei Hyacinthus orientalis Blatt, Stengel, Blumenkrone und Fruchtknoten vergeblich nach Krystalloiden durchsucht.

Bei folgenden Arten wurde vergeblich nach Krystalloiden gesucht:

Ranunculaceae. Aquilegia vulgaris, Bl. und Fr. [3])

Calycanthaceae. Calycanthus floridus, Bl. u. Fr.

Magnoliaceae. Magnolia acuminata, Bl.

Berberideae. Berberis vulgaris, Bl. u. Fr.

Nymphaeaceae. Nymphaea alba, Bl. und Blumenkrone: Nuphar advena, Bl., Fr. und Blattstiel.

---

1) Flora 1882, p. 79.

2) Mitteil. d. bot. Inst. zu Graz 1886. Bd. I, p. 115.

3) In dieser Tabelle bedeutet Bl. Blatt, Fr. Fruchtknoten.

Papaveraceae. Glaucium corniculatum, Bl. u. Fr.; Papaver croceum, Bl. u. Fr.

Cruciferae. Thlaspi arvense, Bl. u. Fr.; Capsella Bursa pastoris, Bl., Fr. und Wurzel.

Resedaceae. Reseda luteola, Bl. u. Fr.

Cistineae, Helianthemum vulgare, Bl. u. Fr.

Violarieae. Viola stagnina, Bl. u. Fr.

Pittosporeae. Pittosporum Tobirae, Bl. u. Fr.

Caryophylleae. Cerastium tomentosum, Bl.; Gypsophila elegans, Bl. u. Fr.; Viscaria vulgaris, Bl. u. Fr.

Portulaceae. Portulaca oleracea, Bl.

Tiliaceae. Aristotelia Maqui, Bl. u. Fr.

Geraniaceae. Geranium argenteum, Bl. u. Fr.; Oxalis Deppei, Bl. u. Fr.; Tropaeolum majus, Bl. u. Fr.

Rutaceae. Dictamnus albus, Bl. u. Fr.

Aceraceae. Acer platanoides, Bl. u. Fr.

Staphyleaceae. Staphylea pinnata, Bl. u. Fr.

Leguminosae. Caragana frutescens, Bl. u. Fr.

Saxifrageae. Saxifraga altissima, Bl. u. Fr.

Crassulaceae. Sedum altaicum, Bl. u. Fr.

Droseraceae. Drosera capensis, Bl.

Melastomaceae. Centradenia grandiflora, Bl., Fr. und Stengel.

Passifloraceae. Passiflora coerulea, Bl.; Passiflora Walkeri, Bl. u. Fr.

Cucurbitaceae. Bryonia dioica, Bl. u. Fr.

Ficoideae. Mesembryanthemum violaceum, Bl. u. Fr.

Umbelliferae. Carum Carvi, Bl. u. Fr.

Cornaceae. Cornus alba, Bl. u. Fr.

Caprifoliaceae. Viburnum Lantana, Bl. u. Fr.

Compositae. Scorzonera hispanica, Bl., Fr., Stengel und Wurzel.

Lobeliaceae. Lobelia Erinus, Bl.

Vacciniaceae. Vaccinium Oxycoccus, Bl.

Plumbagineae. Armeria purpurea, Bl.

Primulaceae. Lysimachia punctata, Bl. u. Fr.

Sapotaceae. Sapota Achras, Bl.

Apocynaceae. Vinca minor, Bl.

Asclepiadeae. Cynanchum nigrum, Bl. u. Fr.; Asclepias Cornuti, Bl.

Polemoniaceae. Polemonium coeruleum, Bl., Fr., Corolle und Anthere.

Boragineae. Cerinthe minor, Bl.; Pulmonaria officinalis, Bl.

Convolvulaceae. Convolvulus tricolor, Bl. u. Fr.; Cuscuta Europaea, Fr., Stengel und Haustorien.

Solanaceae. Atropa Belladonna, Bl.

Orobancheae. Orobanche Hederae und eine andere nicht näher bestimmte spec., Fr., Stengel und Knolle.

Acanthaceae. Dilivaria longifolia, Bl.; Eranthemum versicolor, Bl.; Ruellia Blumei, Bl.

Labiatae. Ajuga reptans, Bl.; Betonica officinalis, Bl.; Lamium maculatum, Bl., Stengel u. Blumenkrone; Leonurus Cardiaca, Bl. u. Fr.

Plantagineae. Plantago media, Bl. u. Stengel.

Nyctagineae. Mirabilis longiflora, Bl.

Amarantaceae. Achyranthes Verschaffelti, Bl.; Aërva sanguinolenta, Bl.; Mogiphanes brasiliensis, Bl.

Chenopodiaceae. Blitum bonus Henricus, Bl.; Hablitzia tamnoides, Bl.

Polygonaceae. Fagopyrum esculentum, Bl.

Nepenthaceae. Nepenthes Phyllamphora, Bl.

Aristolochieae. Asarum Europaeum, Bl. u. Fr.

Piperaceae. Piper clusiaefolium, Bl. u. Fr.

Chloranthaceae. Chloranthus erectus, Bl.

Cupuliferae. Carpinus Betulus, Bl.

Hydrocharideae. Hydrocharis morsus ranae, Bl.

Orchideae. Bletia hyacinthina, Bl.; Gymnadenia conopea,

Bl.; Listera ovata, Bl. u. Fr.; Maxillaria marginata, Bl.; Orchis maculata, Bl.; Vanda furva, Bl. und Luftwurzel.

Irideae. Iris pallida, Bl. u. Fr.

Aroideae. Anthurium Scherzerianum, Bl. u. Fr.

Alismaceae. Sagittaria sagittaefolia, Bl., Fr. u. Stengel.

Gramineae. Oplismenus imbecillus, Bl.

Cycadeae. Ceratozamia mexicana, Bl.

C. Verhalten der Zellkernkrystalloide während der Karyokinese.

Das Verhalten der Zellkernkrystalloide während der indirekten Kernteilung konnte ich in der Fruchtknotenwandung von Melampyrum arvense verfolgen und zwar dienten mir zu diesem Zwecke Fruchtknoten, die aus einer kurz zuvor geöffneten Blüte entnommen waren. In diesem Stadium fand ich bei der Durchmusterung mehrerer Schnitte fast in jedem Präparate eine oder mehrere Karyokinesen, während die ruhenden Kerne bereits sämtlich grosse Krystalloide enthielten.

Die Präparation geschah auch hier einfach in der Weise, dass die Objekte mit Haematoxylin stark durchgefärbt und dann die aus denselben angefertigten Mikrotomschnitte mit Säurefuchsin nachgefärbt wurden. An solchen Präparaten sind dann in schönster Weise die dunkel blauvioletten Karyokinesen neben den roten Krystalloiden innerhalb derselben Zelle sichtbar (Fig. 1—4).

Es liess sich nun aus diesen Präparaten mit Sicherheit der Schluss ziehen, dass die Krystalloide während der Karyokinese aus den Kernen ausgestossen werden und ins Cytoplasma hineingelangen, in dem sie aber nur eine kurze Zeit lang sichtbar bleiben. Während nämlich in allen denjenigen Zellen, bei denen die Kerne keine Spuren einer vorausgehenden oder beginnenden Teilung erkennen liessen, Krystalloide nur innerhalb der Kerne angetroffen wurden, fand ich dieselben während der Karyokinese frei im Cytoplasma und mehr oder weniger weit getrennt von den in Teilung begriffenen Kernen.

Wie Fig, 4 zeigt, besteht schon zur Zeit der Metakinese kein Zusammenhang mehr zwischen den Krystalloiden und der chromatischen Kernfigur. Noch auffallender wird aber diese Trennung zur Zeit des Dyaster und des Dispirems (Fig. 1 u. 3); hier liegen die Krystalloide oft weit getrennt von den beiden Tochterkernen, innerhalb derer von Krystalloiden noch keine Spur zu beobachten ist. Dahingegen waren in dem Fig. 2 abgebildeten Stadium bereits kleine Krystalloide innerhalb der Kerne gebildet, während gleichzeitig noch grosse Krystalloide frei im Cytoplasma sichtbar waren. Von einer Cellulosemembran war hier zwischen den beiden Kernen noch nichts sichtbar, allerdings sind auch die in der beschriebenen Weise angefertigten Präparate, die natürlich in Canada-Balsam eingeschlossen waren, für die Beobachtung derselben sehr ungünstig. Uebrigens habe ich in keinem Falle, wo bereits ganz unzweifelhaft eine Membran zwischen den beiden Tochterkernen nachweisbar war, mit Sicherheit Krystalloide ausserhalb des Kernes nachweisen können.

Es folgt somit aus diesen Beobachtungen, dass die Krystalloide während der Karyokinese ins Cytoplasma gelangen, dass sie hier aber sehr bald wieder verschwinden, während in den beiden Tochterkernen von Neuem Krystalloide gebildet werden. Es liessen sich nun natürlich verschiedene Vermutungen über die Schicksale der Substanz der Krystalloide aussprechen, ich unterlasse es jedoch, so lange keine exakten Grundlagen für derartige Spekulationen vorliegen, auf die in dieser Hinsicht vorhandenen Möglichkeiten näher einzugehen. Dahingegen möchte ich an dieser Stelle ganz besonders darauf hinweisen, dass das beschriebene Verhalten der Krystalloide einen neuen Beweis bringt, gegen die Richtigkeit der von Pfitzner [1]) vertretenen Ansicht, nach der der Kern während des ganzen Verlaufs der Karyokinese gegen das Cytoplasma hin scharf abgegrenzt sein soll. Wenigstens müsste die Kern-

1) Zur morphologischen Bedeutung des Zellkernes. (Morpholog. Jahrb. Bd. 9. p. 54. seq.)

membran dann die merkwürdige Eigenschaft besitzen, festen Körpern, wie den Krystalloiden, den Durchtritt zu gestatten. Uebrigens haben ja die Pfitzner'schen Beobachtungen bereits durch Fr. Tangl[1]) eine ausreichende Widerlegung erfahren.

2. Krystalloide innerhalb der Chromatophoren.

1. Litteratur. Bezüglich der innerhalb der Chromatophoren enthaltenen Proteïnkrystalloide verdanken wir namentlich A. Meyer[2]) und A. W. Schimper sehr wertvolle Aufschlüsse; der letztere Autor hat auch bereits alle diejenigen Pflanzen, in denen Krystalloide beobachtet wurden, übersichtlich zusammengestellt[3]).

Ausserdem hat in neuerer Zeit O. Eberdt[4]) einige Beobachtungen über die Chromatophorenkrystalloide mitgeteilt; ohne auf Einzelheiten näher einzugehen, will ich hier aus dem Inhalt dieser Arbeit nur hervorheben, dass der genannte Autor speziell bei Phajus im direkten Widerspruch mit den Angaben Schimper's[5]) die Krystalloide für die Stärkebildner Schimper's erklärt und das Stroma der Leukoplasten als eine zum Cytoplasma gehörende Plasmakappe bezeichnet. Es ist hier nicht der Ort, auf das Irrtümliche dieser Auffassung und auf die weiteren Schlussfolgerungen Eberdt's näher einzugehen; dahingegen muss ich an dieser Stelle erwähnen, dass Eberdt die Krystalloide als Stärkegrundsubstanz bezeichnet, ein Ausdruck, der wohl kaum sehr glücklich gewählt sein dürfte, da es nach den vorliegenden Untersuchungen zum mindesten zweifelhaft ist, ob die Krystalloide

---

1) Ueber das Verhältnis zwischen Zellkörper und Kern während der mitotischen Teilung. (Archiv f. mikrosk. Anatomie 1887 Bd. 30, p. 729.)

2) Das Chlorophyllkorn in chemischer· morphologischer und biologischer Beziehung, Leipzig 1883 und über Krystalloide der Trophoplasten und über die Chromaplasten der Angiospermen. Bot. Zeitg. 1883. p. 489.

3) Pringsheim's Jahrb. f. w. Bot. Bd. 16. p. 68.

4) Ibid. Bd. 22. p. 327.

5) cf. p. 69 der oben angeführten zusammenfassenden Arbeit Schimper's, die Eberdt merkwürdigerweise an keiner Stelle citiert.

allgemein zu den Stärkekörnern in irgend welcher Beziehung stehen. Ausserdem sei noch erwähnt, dass von Eberdt die krystallinische Struktur der Chromatophoren-Krystalloide in Abrede gestellt wird, ein Punkt, auf den wir alsbald zurückkommen werden.

2. Nachweisung und Eigenschaften. Während Schimper und Meyer ihre Untersuchungen fast ausschliesslich am lebenden Material angestellt haben, schien es mir namentlich wünschenswert, geeignete Fixierungs- und Tinktionsmethoden für die Chromatophoren-Krystalloide aufzufinden.

Die bei den Zellkernkrystalloiden mit so gutem Erfolg angewandte Säurefuchsin-Methode B [1]) hat mir nun bei diesen Untersuchungen bedeutend weniger günstige Resultate geliefert.

Der Grund hievon liegt wohl namentlich darin, dass auch das Stroma der Chromatophoren durch Säurefuchsin ziemlich stark tingiert wird und es somit viel schwieriger ist, denjenigen Moment des Auswaschens abzupassen, in dem das Stroma bereits entfärbt, die Krystalloide aber noch intensiv gefärbt sind. Ausserdem werden durch die in den Chromatophoren enthaltenen Stärkekörner häufig Platten oder auch wohl von nahezu ebenen Flächen begrenzte Räume im Stroma gebildet, die infolge stärkerer Färbungsintensität häufig das Aussehen von Krystalloiden haben.

Gute Färbungen der Chromatophoren-Krystalloide erhielt ich dagegen vielfach bei Anwendung der Altmann'schen Säurefuchsinfärbung [2]), namentlich, wenn ich die zum Auswaschen benutzte Pikrinsäurelösung etwa auf 40° erwärmte. Es schien mir dies für pflanzliche Objekte zweckmässiger, als die von Altmann [3]) neuerdings vorgeschlagene Erwärmung der Objektträger während des Auswaschens.

Noch sicherer gelang mir nun aber der Nachweis der Chromatophoren-Krystalloide, wenn ich die zum differenzierenden Auswaschen benutzte Pikrinsäurelösung durch eine Lösung von Kalium-

1) cf. diese Beiträge Heft I, p. 14.

2) cf. diese Beiträge, Heft I, p. 12.

3) Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. Leipzig 1890 p. 28.

bichromat ersetzte. Diese wirkt nämlich viel weniger energisch als die erwärmte Pikrinsäurelösung, und es ist bei Anwendung derselben bedeutend leichter, den richtigen Moment des Auswaschens zu treffen. Ich benutzte nun gewöhnlich eine verdünnte wässerige Lösung von Kaliumbichromat, die ich durch Vermischen von 2 Teilen der konzentrierten wässerigen Lösung und 98 Teilen Wasser darstellte; übrigens kommt es auf eine genaue Einhaltung dieser Konzentration durchaus nicht an. Im übrigen verfuhr ich in der Weise, dass ich — ganz wie bei der Altmann'schen Methode — die Mikrotomschnitte zunächst mit der konzentrierten Anilinwasser-Säurefuchsinlösung erwärmte, erkalten liess und dann den Farbstoff mit der auf 50—60° erwärmten Kaliumbichromatlösung abspülte. Waren sie dann noch nicht genügend entfärbt, liess ich sie noch einige Zeit in einem mit Kaliumbichromatlösung gefüllten Cylinder, der — zweckmässig auf dem Paraffinofen — ebenfalls auf c. 55° erwärmt war, stehen, spülte dann mit Wasser ab und übertrug in der gewöhnlichen Weise in Canadabalsam. Es gelang bei Anwendung dieser Methode relativ leicht, den Moment des Auswaschens so zu treffen, dass das Stroma der Chromatophoren bereits völlig farblos, die Krystalloide aber noch intensiv rot gefärbt waren.

Ausserdem hat mir nun schliesslich auch Fuchsin bei der Untersuchung der Chromatophorenkrystalloide gute Dienste geleistet. Ich verfuhr in diesem Falle in der Weise, dass ich die Mikrotomschnitte von Sublimatmaterial zunächst in eine frisch bereitete konzentrierte wässerige Lösung von Fuchsin (nicht Fuchsin-S. oder Säurefuchsin!) brachte, in der ich sie meist am besten nur kurze Zeit, etwa ½—1 Minute, verweilen liess. Dann wurden sie entweder in fliessendem Wasser längere Zeit gewaschen, oder auch zur Abkürzung des Auswaschens zuvor kurze Zeit in ein Gemisch von 2 Teilen chem.-reiner Salzsäure-Lösung und 100 Teilen Wasser gebracht [1]. Nach dem Auswaschen können die Schnitte

1) Säurealkohol ist zu diesem Zwecke nicht brauchbar, da er auch die Krystalloide schnell auswäscht.

dann entweder ausgetrocknet und nach vorherigem Xylol-Zusatz in Xylol-Canada-Balsam eingeschlossen oder auch mit Alkohol entwässert und dann in der üblichen Weise in Canada-Balsam übertragen werden. Die Entwässerung durch Alkohol muss aber in letzterem Falle sehr schnell geschehen, weil sonst auch die Krystalloide entfärbt werden; es tritt dies namentlich auch dann ein, wenn die zur Beschleunigung des Auswaschens verwandte Salzsäure vor dem Alkoholzusatz nicht völlig durch fliessendes Wasser entfernt war. Bei gut gelungenen Präparaten sind bei Anwendung dieser Methode ebenfalls allein die in den Chromatophoren enthaltenen Krystalloide, ev. auch die verholzten Zellmembranen intensiv rot. Nach meinen bisherigen Erfahrungen glaube ich jedoch, dass diese Methode der zuvor erwähnten an Sicherheit nachsteht.

Besitzen nun die bei Anwendung dieser Methoden innerhalb der Chromatophoren sich scharf abhebenden Körper eine einigermassen regelmässige und von ebenen Flächen begrenzte Gestalt, wie z. B. die Fig. 37 Taf. IV. abgebildeten Chromatophoren-Krystalloide aus dem Blatt von Achyranthes Verschaffelti, so wird man wohl nicht ernstlich bezweifeln können, dass wir es in denselben mit Krystalloiden zu thun haben. Auch bei den nadel- oder stäbchenförmigen Körpern (cf. z. B. Fig. 38, 39, 43 und 44) scheint es mir zum mindesten sehr wahrscheinlich, dass dieselben stets eine krystallinische oder krystallähnliche Struktur besitzen. Wenn dieselben häufig mehr oder weniger gekrümmt sind, so kann dies nicht auffällig erscheinen, wenn man bedenkt, dass ja auch echte Krystalle häufig von gekrümmten Flächen begrenzt sind. Ueberdies zeigen ja auch die nadelförmigen Zellkern-Krystalloide ebenfalls häufig sehr starke Krümmungen.

Ausserdem findet man nun aber häufig auch Körper, bei denen selbst mit Hilfe der stärksten Vergrösserungen von einer krystallinischen Gestalt nur wenig oder nichts zu entdecken ist (cf. z. B. Fig. 40, 47 u. 49) und es ist mir thatsächlich in manchen Fällen zweifelhaft gewesen, ob ich die bei Anwendung der oben-

genannten Tinktionsmethoden durch starke Färbung ausgezeichneten Einschlüsse der Chromatophoren für Proteïnkrystalloide halten sollte oder nicht.

Es wird die sichere Beantwortung dieser Frage um so schwieriger, als es sicher nicht krystallinische Einschlüsse der Chromatophoren gibt, die sich gegen Tinktionsmittel in der gleichen Weise verhalten, wie die Chromatophoren-Krystalloide. Ich erinnere in dieser Hinsicht in erster Linie an die in einer früheren Mitteilung [1]) besprochenen Einschlüsse der Leukoplasten verschiedener Tradescantia spec., für die ich a. O. die Bezeichnung »Leukosomen« vorgeschlagen habe. In allen bisher näher geprüften Punkten sich gleich verhaltende Körper habe ich neuerdings in der Epidermis von Cypripedium barbatum nachweisen können (cf. Fig. 36, Taf. IV), und es ist mir sehr wahrscheinlich, dass dieselben bei den Orchideen noch mehrfach anzutreffen sein werden. Wenigstens beobachtete ich hier häufig rundliche stets stark tinktionsfähige Körper, die ich nach den bei Tradescantia discolor gemachten Erfahrungen für unzureichend fixierte leukosomenhaltige Chromatophoren halten möchte.

Es frägt sich nun, ob das gleiche Verhalten der Krystalloide und Leukosomen gegen Säurefuchsin rein zufällig ist oder auf einer nahen stofflichen Verwandtschaft dieser Körper beruht. Zu Gunsten der letzteren Annahme lässt sich die Beobachtung anführen, dass bei den Orchideen von zwei Arten derselben Gattung die eine innerhalb der Leukoplasten der Epidermiszellen Leukosomen besitzt, die andere aber Krystalloide; überhaupt findet man, dass beide bezüglich ihrer Verbreitung innerhalb der verschiedenen Gewebesysteme eine grosse Uebereinstimmung zeigen.

Natürlich können diese Beobachtungen aber nicht als zwingender Beweis für die vermutete Verwandtschaft der Krystalloide und Leukosomen gelten. Uebrigens scheinen mir auch die derzeitigen mikrochemischen Methoden keine sichere Entscheidung dieser Frage zu versprechen, und ich glaube, dass experimental-

1) cf. diese Beiträge p. 3.

physiologische Untersuchungen über die Funktion der Leukosomen und Chromatophoren-Krystalloide hier in erster Linie von Nutzen sein könnten. Zur Zeit scheint es mir nun aber immerhin noch am zweckmässigsten, die krystallinischen und nichtkrystallinischen Einschlüsse der Chromatophoren ebenso wie die der Zellkerne (cf. pag. 114) unter eine Kategorie zusammenzustellen. Da ich nun aber einmal den Ausdruck »Leukosomen« in meiner früheren Mitteilung angewandt habe, so mag auch im Folgenden für die sicher nicht krystallinischen Einschlüsse der Chromatophoren diese Bezeichnung beibehalten werden.

Besonders hervorheben möchte ich aber noch einmal, dass sowohl die Chromatophoren-Krystalloide, als auch die Leukosomen aus Proteïnstoffen im weitesten Sinne bestehen. Für die ersten wurde dies schon von A. Meyer und Schimper in den oben citierten Arbeiten bewiesen, für die Leukosomen wurde der gleiche Nachweis auf S. 5 des ersten Heftes dieser Mitteilungen geliefert.

3. Verbreitung. Unter Anwendung der oben beschriebenen Methoden gelang es mir nun zunächst bei einer Anzahl von Pflanzen, innerhalb derer zuvor keine Krystalloide gefunden waren, solche nachzuweisen; und zwar gehörten dieselben 6 verschiedenen Familien der Dicotylen an. Ausserdem habe ich bisher namentlich die Orchideen eingehend untersucht, da mir diese obwohl schon von Meyer und Schimper bei verschiedenen Arten derselben Chromatophoren-Krystalloide beobachtet waren, dennoch in mancher Beziehung interessante Ergebnisse zu versprechen schienen.

Von den verschiedenen Gewebesystemen ist, wie auch bereits von den obengenannten Autoren nachgewiesen wurde, häufig besonders die Epidermis reich an Krystalloiden. Sie finden sich hier meist innerhalb von ganz farblosen oder schwach grün gefärbten Chromatophoren. Bei den Orchideen ist nun aber neben der Epidermis — wie bisher ganz übersehen wurde — namentlich das Gefässbündelparenchym und stellenweise auch das Stereom

durch den Besitz von Krystalloiden ausgezeichnet, und zwar zeigen die Chromatophoren an diesen verschiedenen Orten häufig eine grosse Uebereinstimmung bezüglich ihrer Form und Grösse. Es ist dies auch deshalb bemerkenswert, als ja auch bei Tradescantia albiflora die Leukosomen gleichzeitig in der Epidermis, dem Gefässbündelparenchym und dem Stereom angetroffen werden (cf. l. c. p. 19 sec.).

Ausserdem fand ich nun übrigens auch verschiedentlich innerhalb der Chloroplasten des Assimilationsgewebes Krystalloide und zwar waren dieselben bald im Palisadenparenchym, bald im Schwammparenchym am mächtigsten ausgebildet. Es scheint mir nun nicht unwahrscheinlich, dass es bei diesen Pflanzen am ersten gelingen dürfte, über die physiologische Funktion der Krystalloide Aufschluss zu erlangen, zumal sich unter ihnen auch sehr leicht kultivierbare Pflanzen befinden.

Ich gebe nun im Folgenden eine detaillierte Beschreibung derjenigen Fälle, in denen Chromatophorenkrystalloide von mir beobachtet wurden. Die Beobachtungen an tingiertem Material wurden, falls nicht ausdrücklich andere Angaben gemacht werden, stets an Mikrotomschnitten von Objekten, die mit alkoholischer Sublimatlösung fixiert waren, angestellt.

Schliesslich sei noch hervorgehoben, dass man die Krystalloide innerhalb der Epidermis und namentlich innerhalb der Gefässbündel der Blätter aus naheliegenden Gründen auf Tangentialschnitten bedeutend besser beobachten kann, als auf Querschnitten. Sehr gute Dienste leisteten mir vielfach auch sehr schiefe Querschnitte, in denen stets alle verschiedenen Gewebe enthalten und die verschiedenen Gefässbündelelemente und die Epidermiszellen in der Flächenansicht sichtbar sind.

Berberideae.

Berberis vulgaris. Innerhalb eines am 13. Juni fixierten ausgewachsenen Blattes fand ich unter Anwendung der Säurefuchsin-Kaliumbichromt-Tinktionsmethode fast in allen Zellen des

Palisadenparenchyms nadelförmige oder dreieckig erscheinende Krystalloide innerhalb der Chloroplasten (cf. Taf. IV. Fig. 45). Stellenweise wurden ebensolche Krystalloide auch innerhalb des Schwammparenchyms beobachtet.

Caryophyllaceae.

Viscaria vulgaris. Blatt. Schon bei Anwendung der gewöhnlichen Säurefuchsin-Tinktion waren bei starkem Auswaschen mit Wasser fast innerhalb des ganzen Assimilationsgewebes in den Chloroplasten stark tinktionsfähige, meist dreieckige oder etwas rundliche Körper mehr oder weniger deutlich sichtbar. Noch schärfer traten dieselben bei Anwendung der oben beschriebenen Fuchsin-Tinktion hervor, sie waren dann innerhalb der Zellen des Assimilationsgewebes allein intensiv rot gefärbt, namentlich war auch das Stroma der Chromatophoren ganz farblos (Fig. 34, Taf. IV). Die bedeutendste Grösse besitzen diese Krystalloide in der Nähe der Gefässbündel.

Aceraceae.

Acer platanoides. Bei einem im Juni fixierten Blatte enthielten im Palisadenparenchym alle Chloroplasten je ein meist deutlich eckig erscheinendes Krystalloid, das bei Anwendung der Altmann'schen Säurefuchsin-Tinktion oder beim Auswaschen dieses Farbstoffes mit Kaliumbichromat am besten sichtbar war.

Araliaceae.

1. Aralia Sieboldi. In der Epidermis eines ausgewachsenen Blattstieles waren schon bei dem lebenden Material in zahlreichen nur sehr schwach grün gefärbten Chromatophoren stäbchenförmige Krystalloide sichtbar (Fig. 42, Taf. III.). In der Epidermis des Blattes beobachtete ich unter Anwendung der Säurefuchsin-Kaliumbichromat-Methode teils rundliche, teils eckige Krystalloide.

2. Hedera Helix. In der Epidermis eines ausgewachsenen

Blattstieles fand ich deutlich grüne Chloroplasten mit grossen, meist rechteckigen Krystalloiden (Fig. 38, Taf. III.). Dieselben färbten sich mit Jodjodkalium schwach gelb. Nach der Fixierung mit Sublimat und Färbung mit Säurefuchsin (Meth. B.) traten dieselben infolge ihrer intensiven Färbung scharf hervor. Dahingegen konnte ich bei Anwendung der gleichen Färbungsmethode innerhalb eines mit alkoholischer Pikrinsäure fixierten Blattes keine Krystalloide nachweisen.

Convolvulaceae.

Convolvulus tricolor. Innerhalb des Blattes war bei Anwendung der Altmann'schen Säurefuchsin-Methode in jedem Chloroplasten des Assimilationsgewebes ein Krystalloid sichtbar (Fig. 48, Taf. IV).

In einem unreifen Fruchtknoten fand ich innerhalb aller Zellen der Samenknospen unter Anwendung der gleichen Tinktionsmethode intensiv rot gefärbte Körper. Dieselben waren jedoch zu klein, um erkennen zu lassen, ob sie Krystallformen besassen. Sie sind nach ihrem ganzen Verhalten wohl sicher als Krystalloide oder als Leukoplasten aufzufassen.

Amarantaceae.

1. Achyranthes Verschaffelti. Blatt. Bei Gelegenheit der in der vorangehenden Arbeit niedergelegten Untersuchungen fand ich innerhalb der normalen Chloroplasten sehr verbreitet spindelförmige oder stabförmige Körper (cf. Fig. 1, Taf. III), die infolge ihrer Gelbfärbung mit Jod nur als Proteïnkrystalloide aufgefasst werden konnten; gelegentlich fand ich auch albicate Chromatophoren, deren Spindelgestalt ebenfalls auf den Gehalt von Proteïnkrystalloiden hinwies. Zu dem gleichen Resultate führte auch die Untersuchung der mit alkoholischer Sublimatlösung fixierten Blattstücke. Namentlich nach der Färbung mit Fuchsin oder auch unter Anwendung der Säurefuchsin-Kaliumbichromat-Methode waren in fast allen Zellen des Assimilationsgewebes intensiv rot gefärbte

Krystalloide innerhalb der sonst ganz farblosen Chromatophoren sichtbar (Fig. 37, Taf. IV). Dieselben waren im Palisadenparenchym meist von ganz beträchtlicher Grösse, im Schwammparenchym dagegen stets bedeutend kleiner, häufig sehr fein nadelförmig.

2. Mogiphanes brasiliensis. In der Epidermis der Blattunterseite waren nach der Färbung mit Säurefuchsin und Auswaschen mit Kaliumbichromat Chromatophoren mit stark tingierten Einschlüssen sichtbar. Dieselben sind von sehr verschiedener Grösse, teils kugelig, teils etwas eckig (Fig. 49, Taf. IV).

3. Aërva sanguisorba. Innerhalb eines ausgewachsenen Blattes fand ich unter Anwendung der Säurefuchsin-Kaliumbichromat-Methode in den meisten Chloroplasten des Schwammparenchyms ein sehr kleines Krystalloid. Dasselbe erschien zwar in den meisten Fällen rundlich, stellenweise aber auch deutlich eckig (Fig. 47, Taf. IV).

Orchideae.

1. Acropera Loddigesii. Blatt. Bei Anwendung der Säurefuchsin-Kaliumbichromat-Methode waren in allen Epidermiszellen der Ober- und Unterseite ziemlich grosse stabförmige Krystalloide sichtbar (Fig. 46, Taf. IV). Ebensolche Krystalloide fand ich auch im Xylemparenchym der Gefässbündel.

2. Bletia hyacinthina. Blatt. Nach der Färbung mit Säurefuchsin (Methode Altmann oder Auswaschen mit $Cr_2O_7K_2$) fand ich sowohl innerhalb der Epidermis, als auch innerhalb des Gefässbündelparenchyms relativ grosse Chromatophoren von eigenartiger Gestalt. Sie waren nämlich stets etwas in die Länge gestreckt und fast ausnahmslos in der Mitte mehr oder weniger tief eingeschnürt (Fig. 40 u. 42, Taf. IV). Sie sehen somit ganz aus wie Teilungsstadien; die Möglichkeit einer solchen Annahme wird aber dadurch widerlegt, dass fast alle Chromatophoren in dem noch dazu ausgewachsenen Blatte das gleiche Verhalten zeigten.

Ausserdem liessen sich ferner innerhalb der Chromatophoren der subepidermalen Zellen der Unterseite des Blattes stellenweise

ein oder zwei Krystalloide nachweisen (Fig. 41, Taf. IV); ebenso beobachtete ich in einzelnen Fällen auch innerhalb der Chloroplasten der Spaltöffnungsschliesszellen ganz zarte nadelförmige Krystalloide.

3. Bletia florida. Blatt. Bei der Untersuchung von Schnitten von frischen mit 5 % Zuckerlösung injizierten Blättern fand ich innerhalb des Gefässbündelparenchyms ganz gleichgestaltete Chromatophoren wie bei der vorstehenden Art (Fig. 12, Taf. III). Dieselben bestanden aus einem stäbchenförmigen oder spindelförmigen Krystalloid und aus dem an den beiden Enden angesammelten schwach, aber deutlich grün gefärbten Stroma. Die Grenze zwischen Krystalloid und Stroma war allerdings selbst bei Anwendung von 1/18 Hom. Imm. von Zeiss schwer mit Deutlichkeit zu erkennen und ist in der Fig. 12 zu scharf gezeichnet.

Ganz ähnliche Chromatophoren wurden übrigens bereits von Schimper [1]) in der Epidermis des Stengels von Cerinthe glabra beobachtet.

4. Gymnadenia conopea. Blatt. Innerhalb des Gefässbündel-Parenchyms waren bei Anwendung der Säurefuchsin-$Cr_2O_7K_2$-Methode stark gefärbte Chromatophoren mit undeutlich körniger Struktur sichtbar.

5. Listera ovata. 1) Blatt. Innerhalb der parenchymatischen Zellen der Gefässbündel beobachtete ich ziemlich kleine stäbchenförmige Krystalloide. Stellenweise fand ich auch in den die Gefässbündel umgebenden Parenchymzellen innerhalb der Chloroplasten zarte nadelförmige Krystalloide (Fig. 44, Taf. IV).

2) Fruchtknoten nach dem Verblühen. In der Wandung verlaufende Gefässbündel enthalten innerhalb ihrer parenchymatischen Elemente ziemlich grosse nadelförmige Krystalloide; ebensolche fand ich auch innerhalb der Chromatophoren der an den Xylemteil der Gefässbündel grenzenden Parenchymzellen.

6. Lycaste aromatica. Blatt. Bei Anwendung der Säurefuchsin-$Cr_2O_7K_2$-Methode fand ich vereinzelt innerhalb der

1) Pringsheim's Jahrb. Bd. XVI, p. 69 u. Taf. III, Fig. 10 u. 11.

Chloroplasten des Assimilationsgewebes stäbchenförmige Krystalloide.

7. Paphiopedilum barbatum. 1) Blatt. Bei der Untersuchung des lebenden Materiales zeigten die Leukoplasten der Epidermis der Blattunterseite die gleiche körnige Struktur, wie sie bereits früher für die Leukoplasten verschiedener Tradescantia spec. nachgewiesen wurde [1]). Auch in ihrer starken Tinktionsfähigkeit durch Säurefuchsin stimmen die Leukoplasten dieser beiden Pflanzen völlig mit einander überein. So gelang es namentlich bei der Fixierung von Tangentialschnitten mit alkoholischer Sublimatlösung und unter Anwendung der Säurefuchsin-Methode B. (cf. l. c. p. 14) innerhalb der Epidermis allein die in den Leukoplasten enthaltenen Kugeln, für die ich l. c. als vorläufige Bezeichnung den Ausdruck »Leukosomen« vorgeschlagen habe, zu tingieren. Dieselben waren bei Paphiopedilum barbatum zu 1—3 in jedem Leukoplasten enthalten (Fig. 36, Taf. IV).

Im Gefässbündelparenchym fand ich bei Anwendung der Säurefuchsin-$Cr_2O_7K_2$-Methode sehr zahlreiche und relativ grosse stäbchenförmige Krystalloide, die häufig deutlich gekrümmt waren. Ausserdem beobachtete ich in fast allen Zellen des Assimilationsgewebes innerhalb der Chloroplasten je ein, selten zwei stäbchenförmige Krystalloide (Fig. 38, Taf. IV).

2. Blütenstandsaxe. Bei Anwendung der Säurefuchsin-$Cr_2O_7K_2$-Methode fand ich ziemlich grosse stabförmige Krystalloide innerhalb der sämtlichen weitlumigen Zellen des Bastringes und innerhalb des mechanischen Belages und der Xylemelemente des Gefässbündels.

8. Paphiopedilum insigne. Blatt. Ausser den bereits früher in den subepidermalen Zellen der Blattunterseite beobachteten stabförmigen Chromatophoren-Krystalloiden [2]) fand ich neuerdings sehr grosse stäbchenförmige Krystalloide innerhalb der parenchymatischen Zellen der Gefässbündel (Fig. 39, Taf. IV). Dieselben

1) Diese Beiträge p. 3 seq.

2) cf. diese Beiträge p. 59.

befanden sich meist in ziemlicher Anzahl und verschiedener Grösse innerhalb einer Zelle und waren häufig deutlich gekrümmt. Sie liessen sich nach der Fixierung mit Sublimat oder Ferrocyankalium und Essigsäure mit Hilfe der Altmann'schen Säurefuchsin-Methode leicht sichtbar machen.

Ob wir es hier jedoch mit isolierten Krystalloiden oder mit krystalloidhaltigen Leukoplasten zu thun haben, vermochte ich durch direkte Beobachtung nicht zu entscheiden. Bei der Untersuchung des mit 5 % Zuckerlösung injizierten Materiales waren zwar ebenfalls Krystalloide von gleicher Grösse und Gestalt und relativ schwacher Lichtbrechung innerhalb der obengenannten Zellen sichtbar, eine körnige Hülle war aber an denselben nicht mit Sicherheit zu beobachten. Jedenfalls fehlt ihnen aber jede Spur von einem grüngefärbten Stroma, und es ist wohl nach Analogie mit den verwandten Arten anzunehmen, dass wir es hier mit krystalloidführenden Leukoplasten zu thun haben.

9. Paphiopedilum venustum. Blatt. Im Gefässbündelparenchym beobachtete ich bei Anwendung der Säurefuchsin-$Cr_2O_7K_2$-Methode lange stäbchenförmige Krystalloide (Fig. 43, Taf. IV). In der Epidermis grosse rundliche stark tinktionsfähige Chromatophoren.

3. Krystalloide im Cytoplasma oder Zellsaft.

Proteïnkrystalloide, die ausserhalb der plasmatischen Einschlüsse der Protoplasten und der in den Samen enthaltenen Proteïnkörner liegen, sind zur Zeit nur in wenigen Fällen beobachtet worden. Wenn wir von den Thallo- und Pteridophyten absehen, so waren derartige Krystalloide bis vor Kurzem nur bei Solanum tuberosum, im Embryosack einiger Cycadeen und in der Rinde von Abies pectinata und A. Nordmanniana beobachtet [1]). Ausserdem fand dann neuerdings Molisch [2]) im Stengel verschiedener Epiphyllum spec. eigenartige spindel- und ringförmige Körper, die

1) Bezüglich der Litteratur vergl. Zimmermann, Pflanzenzelle. 1887. p. 79.

2) Ber. d. botan. Ges. 1885. p. 195.

nach ihren von Chmielewski[1]) genauer beschriebenen Reaktionen ebenfalls zu den Proteïnkrystalloiden zu rechnen sind; ähnliche Körper wurden später von Mikosch[2]) im Blatt von Oncidium microchilum aufgefunden. Ferner fand Wakker[3]) tafelförmige Proteïnkrystalloide in der Epidermis des Blattes von Pothos scandens und schliesslich konnten vor Kurzem auch im Palisadenparenchym des Blattes von Platycodon grandiflorum Krystalloide beobachtet werden[4]). Neuerdings konnte ich nun bei 5 weiteren Pflanzen mit Sicherheit Krystalloide nachweisen, über einige noch zweifelhafte Fälle werde ich nach Abschluss der diesbezüglichen Untersuchungen berichten.

1. Vanda furva. Im Blatte dieser Pflanze beobachtete ich Krystalloide, die mit den von Molisch und Mikosch beobachteten grosse Aehnlichkeit haben. Sie sind meist langgestreckt, spindelförmig, zuweilen auch mehrspitzig oder mehr tafelförmig, nicht selten sind sie etwas gekrümmt (Fig, 32, Taf. 4 und k Fig. 43, Taf. 3).

Namentlich Tangentialschnitte, die nach der oben beschriebenen Säurefuchsin-Methode gefärbt sind, lassen leicht erkennen, dass diese Krystalloide — meist in Einzahl, selten zu mehreren — innerhalb der subepidermalen Schicht des Assimilationsgewebes nahezu in jeder Zelle enthalten sind. Allerdings wird aus diesen Krystalloiden das Säurefuchsin meist etwas schneller ausgewaschen wie aus den Zellkernkrystalloiden, auch können dadurch eigenartige Bilder entstehen, dass das Auswaschen gleichmässig von der Oberfläche nach Innen zu fortschreitet, so dass in einem gewissen Stadium nur das Innere des Krystalloids gefärbt erscheint.

Uebrigens sind die Krystalloide auch in der lebenden Zelle relativ leicht zu beobachten (cf. Fig. 43, Taf. IV); sie erscheinen dann weniger stark lichtbrechend als die Krystalle von Calciumoxalat.

1) Botan. Centralbl. 1887. Bd. 31. p. 117.
2) Ber. d. D. botan. Ges. 1890. p. 33.
3) Pringsheim's Jahrb. f. w. Bot. 1888, Bd. XIX. p. 470.
4) Diese Beiträge p. 73.

In einem jungen Blatte wurden keine Krystalloide beobachtet.

2. Trichopilia tortilis. Blatt. Bei Anwendung der Säurefuchsin-$Cr_2O_7K_2$-Methode fand ich innerhalb der Epidermis der Ober- und Unterseite und stellenweise auch innerhalb des Assimilationsgewebes lange nadelförmige Krystalloide, die häufig stark gebogen waren. Zuweilen waren sie auch zu zweit in einer Zelle enthalten oder auch eigenartig verzweigt.

3. Gratiola officinalis. a) Fruchtknotenwandung. In der Epidermis und stellenweise auch in den darunter gelegenen parenchymatischen Zellen fand ich unter Anwendung der Säurefuchsin-Tinktionsmethode B. sehr lange nadelförmige, selten mehr rundliche Krystalloide, die häufig sehr stark gekrümmt waren, (Fig. 35, Taf. IV). Dieselben lagen stets ausserhalb des Kernes häufig aber in der unmittelbaren Nähe desselben (vgl. das am meisten links liegende Krystalloid in Fig. 35).

b) Blatt. Im Blatt fand ich stäbchenförmige Krystalloide, die ebenfalls ausserhalb der Kerne lagen, nur innerhalb der in der Flächenansicht kreisförmig erscheinenden schuppenartigen Trichome, die sich auf der Blattunterseite befinden. Sie verlaufen hier meist radial zum ganzen Trichom, die einzelnen Zellen ganz durchsetzend. Nicht selten sind sie auch stark gekrümmt, zuweilen zeigen sie auch in ihrer am Rande des Trichomes befindlichen Mitte eine scharfe Knickung, so dass sie dann doppelt so lang sind als der Radius der betreffenden Zellen. Diese Krystalloide liegen ebenfalls stets ausserhalb des Zellkernes.

4. Passiflora coerulea. Blatt. In den Schwammparenchymzellen, die die kleineren Gefässbündel umgeben, findet sich bei Anwendung der Säurefuchsin-Tinktion fast ausnahmslos ein, seltener 2 oder 3, spindelförmiger stark tingierter Körper (kr Fig. 31) ausserhalb der Chromatophoren und des Kernes; auch im Palisadenparenchym wurden vereinzelt die gleichen Körper beobachtet. Dass dieselben nicht zu den in der 4. Mitteilung dieser Beiträge beschriebenen Granulis gehören, geht, abgesehen von der Grösse und Gestalt derselben, daraus hervor, dass hier stets ausser-

dem noch kleine Granula (gr. Fig. 31) sichtbar sind. Es scheint mir somit, so lange genauere mikroskopische Untersuchungen fehlen, geboten, diese Körper mit zu den Krystalloiden zu rechnen; auffallend bleibt allerdings, dass dieselben ausser durch alkoholisches Sublimat und Pikrinsäurelösung auch durch 3 % Salpetersäure fixiert werden, die die Krystalloide der Farne auflöst [1]).

Im Blatt von Passiflora Walkeri konnten ähnliche Körper nicht beobachtet werden.

5. Nuphar advena. Blatt. Innerhalb des Palisadenparenchyms fand ich ähnliche Körper wie bei Platycodon grandiflorum. Es blieb hier nämlich bei starkem Auswaschen in jeder Zelle ein kleiner rundlicher, stellenweise etwas kantiger Körper intensiv gefärbt, der bald in der Nähe des Kernes, bald auch ziemlich weit von diesem entfernt lag (Fig. 30). Bei schwächerem Auswaschen waren ausserdem kleine Granula sichtbar.

Im Blattstiel und Fruchtknoten der genannten Pflanze konnte ich ähnliche Körper nicht beobachten; ebenso habe ich im Blatt und in der Blumenkrone von Nymphaea alba vergeblich nach denselben gesucht.

---

1 cf. diese Beiträge p. 59.

8.

Über die mechanischen Erklärungsversuche der Gestalt und Anordnung der Zellmembranen.

Vor einigen Jahren suchte Berthold (I) [1]) gewisse Beziehungen zwischen dem Membrannetze des pflanzlichen Organismus und den sogenannten Plateau'schen Gleichgewichtsfiguren, die man z. B. an Seifenblasen oder jedem beliebigen Schaume beobachten kann, nachzuweisen. Ungefähr gleichzeitig wurde von Errera (I u. II) die Hypothese aufgestellt, dass die Gestalt und Anordnung der Zellmembranen von den gleichen Molekularkräften bedingt sei, wie diejenige von dünnen Flüssigkeitslamellen, die bekanntlich infolge der Oberflächenspannung das Bestreben haben, Flächen minimae areae zu werden.

Es liegt auf der Hand, dass durch diese Hypothese, wenn sich ihre Richtigkeit beweisen liesse, unsere Kenntnisse von der Mechanik des Wachstums eine sehr wesentliche Förderung erfahren würden, und so mag denn auch die Wichtigkeit des Gegenstandes eine etwas ausführlichere kritische Erörterung der von Errera und Berthold ausgesprochenen Ansichten rechtfertigen, obwohl ich neue Beobachtungen, die sich zu Gunsten oder zur Widerlegung der aufgestellten Hypothesen verwerten liessen, nicht anzuführen vermag.

Die Anordnung der Zellmembranen in ausgewachsenen Pflanzenteilen ist nun offenbar einerseits von der Richtung der neugebildeten Membranen, andererseits von den während des Wachstums eintretenden Verschiebungen abhängig.

---

1) Diese Zahlen beziehen sich auf das am Ende dieser Mitteilung befindliche Litteraturverzeichnis und zwar gibt die erste römische Ziffer die betreffende Arbeit und eventuell die zweite arabische die Seitenzahl an.

Es ist notwendig, diese beiden ihrer Natur nach sehr verschiedenartigen Prozesse streng auseinander zu halten und wir wollen denn auch im Folgenden diese beiden Vorgänge gesondert besprechen.

Die Besprechung der Wachstumsverschiebungen macht natürlich auch eine eingehende Erörterung der Wachstumsmechanik der Zellmembran notwendig und so werden wir denn im zweiten Abschnitte dieser Mitteilung auf die in neuerer Zeit wieder mehrfach erörterte Frage, ob das Flächenwachstum der Membran durch Apposition oder Intussusception stattfindet, spezieller einzugehen haben.

1. Die Bildung der Zellmembranen.

Ueber die Bildung der Zellmembranen stellt Errera (II, 395) zunächst folgenden Satz auf:

»Im Moment ihres Entstehens ist eine Zellmembran äusserst dünn, weich, plastisch und veränderlich in Bezug auf die gegenseitige Lage ihrer einzelnen Teile. Da sie also in allen massgebenden Eigenschaften mit einer dünnen Flüssigkeitslamelle übereinstimmt, so ergiebt sich der Schluss: Eine Zellmembran hat im Augenblicke ihres Entstehens das Bestreben, diejenige Gestaltung anzunehmen, welche eine gewichtslose Flüssigkeitslamelle unter denselben Bedingungen annehmen würde. Daraus lässt sich nicht nur die Anordnung, sondern auch die Form der Zellen ableiten.«

An einer andern Stelle sagt er ferner, dass das von ihm aufgestellte Prinzip »die Architektonik der Zellen auf die Molekularphysik zurückzuführen gestattet«. (Errera, I.)

Offenbar fällt diese ganze Hypothese zusammen, wenn bewiesen wird, dass die Cellulosemembran niemals einen flüssigen oder auch nur dem flüssigen sich nähernden Aggregatzustand besitzt, und man hätte vielleicht erwarten können, dass Errera einige Beobachtungen anführen würde, die seine von den bisher herrschenden Anschauungen doch sehr abweichende Ansicht beweisen oder wenigstens wahrscheinlich machen würden. Da dies

jedoch, soviel mir bekannt, bisher nicht geschehen, kann ich mich darauf beschränken, einige Thatsachen anzuführen, die entschieden gegen die Errera'sche Annahme sprechen, und zwar will ich mich hier lediglich auf die in Bildung begriffene Zellmembran beschränken, da Errera (II, 398) auf einen Einwurf von Noll, dass die Membranen stets fest seien, erwidert hat, »dass es für die Theorie genüge, wenn die Teilchen der im Entstehen begriffenen Zellwand nur gegenseitig verschiebbar seien, nach Art der Teilchen einer Flüssigkeit, und das sei doch wohl nicht zu bezweifeln.«

Am meisten beweisend scheint mir nun in dieser Hinsicht die schon vielfach untersuchte und beschriebene Zellteilung bei Cladophora und Spirogyra. Hier beginnt bekanntlich die Bildung der Membran mit einem zarten Ringe, der mit der cylindrischen Membran der Mutterzelle in Kontakt steht und sich allmählich nach innen zu immer mehr verbreitert, bis er schliesslich als Kreisfläche eine völlige Trennung der beiden Tochterzellen bewirkt. Offenbar hat hier die Zellmembran während ihrer Bildung nicht die geringste Aehnlichkeit mit einer Flüssigkeit, eine solche würde ja als ringförmige Lamelle, die nur auf ihrer Aussenseite mit einer festen Membran in Berührung steht, gar nicht existieren können. Dass dieselbe aber ferner auch nicht etwa durch vom Plasmakörper ausgehende Druckkräfte in der für eine nur von den Oberflächenspannungen beherrschte Flüssigkeitslamelle unmöglichen Lage festgehalten wird, kann man leicht dadurch zeigen, dass man die in Teilung begriffenen Zellen plasmolysiert. Wie schon von verschiedenen Autoren [1]) beobachtet wurde, tritt auch dann nicht die geringste Verschiebung in der in Bildung begriffenen Scheidewand ein, die darauf hinweisen könnte, dass dieselbe eine irgendwie flüssige Konsistenz besässe.

Die gleiche Deduktion gilt nun aber offenbar auch für alle anderen Fälle, in denen die bei der Zellteilung entstehende Scheidewand nicht simultan, sondern succedan entsteht, und es

1) Vergl. z. B. Hofmeister I, 111 u. Fig. 26.

wurde ja bereits von Treub (I) beobachtet, dass auch bei den Phanerogamen häufig succedane Membranbildung stattfindet. Ich glaube somit im Gegensatz zu Errera den Satz aufstellen zu können, dass allgemein auch bei der in Entstehung begriffenen Zellmembran von einer leichten Verschiebbarkeit der konstituierenden Teilchen, wie bei Flüssigkeiten nicht die Rede sein kann.

Nehmen wir nun aber auch trotzdem einmal mit Errera an, dass die jugendlichen Membranen sich in einem flüssigen oder auch nur nahezu flüssigen Aggregatzustande befänden, so zeigt doch die succedane Membranbildung, dass die Oberflächenspannungen für die Orientierung der entstehenden Membranen in keiner Weise ausschlaggebend sein können. Denn während ihrer Entstehung stellt die Membran ja gar keine Gleichgewichtsfigur dar, erst nach ihrer Vollendung — speziell bei Spirogyra, nachdem der Cellulosering zur Kreisfläche geworden — kann von einer solchen die Rede sein. Auch kann man die Verbreiterung des Celluloseringes nach innen zu keineswegs als ein aktives Hinstreben zur Gleichgewichtsfigur auffassen, denn jede Flüssigkeitslamelle, die an irgend einer Stelle ein Loch besitzt, hat infolge der Oberflächenspannung, wie leicht einzusehen ist, nicht das Bestreben, dies Loch zu schliessen, sondern sucht dasselbe im Gegenteil noch zu vergrössern; so platzt z. B. eine Seifenblase, wenn man sie an irgend einer Stelle verletzt.

Bei den bisherigen Erörterungen wurde der Einfachheit halber die Rolle, welche der Zellkern wenigstens in den meisten Fällen bei der Zellteilung spielt, ganz ausser Acht gelassen. Nun entsteht aber bekanntlich die neue Scheidewand in den meisten Fällen in ganz bestimmter Orientierung zu den vorausgehenden Kernteilungsfiguren. Errera, der im Anfang seiner Betrachtungen den Kern ebenfalls ganz unberücksichtigt lässt, stellt nun über die Beteiligung des Zellkernes bei der Membranbildung (l. c. p. 397) folgende Sätze auf:

»Bei vielen — nicht bei allen — Pflanzenzellen entsteht be-

kanntlich die neue Membran im Aequator eines sogenannten »Komplexes von Verbindungsfäden« oder eines Phragmoplasten (Wandbildners), wie man das Gebilde kurz nennen könnte. Dieses Gebilde, welches etwa nach Art der Nucleolen periodisch auftritt und verschwindet, hat gewöhnlich die ungefähre Form eines Rotationsellipsoïds, und es ist einleuchtend, dass diese Form einen rechtwinkligen Ansatz der neuen weichen äquatorialen Wand an die alte, bereits erhärtete notwendig herbeiführen muss. In allen den Zellen, bei denen ein solcher Phragmoplast vorkommt, wird also die neue Membran von demselben gleichsam mechanisch in die beste Gleichgewichtslage gebracht.«

Offenbar stehen diese Sätze mit den oben citierten Erörterungen Erreras nicht im Einklange, denn wenn er jetzt zugiebt, dass die Verbindungsfäden die Orientierung der neu entstehenden Zellmembran bewirken, so ist es überflüssig, die Oberflächenspannungen dafür verantwortlich zu machen. Sodann scheint es mir aber auch unmöglich, aus obigen Sätzen irgend eine Einsicht in die Mechanik der Membranbildung abzuleiten. So scheint es mir namentlich durchaus nicht mechanisch erklärlich, dass die Form der achromatischen Kernspindel »einen rechtwinkligen Ansatz der neuen weichen äquatorialen Wand an die alte bereits erhärtete notwendig herbeiführen muss«. Um hiefür eine exakt mechanische Erklärung geben zu können, müsste man doch sicher auf viel frühere Phasen der Kernteilung zurückgehen, denn die Richtung der bei der Zellteilung auftretenden Membran lässt sich ja schon lange, bevor die Verbindungsfäden mit der Membran der Mutterzelle in Berührung treten, aus der Orientierung der chromatischen Kernelemente voraussagen, und wenn wir auch nichts darüber wissen, wie die verschiedenen Phasen der Kern- und Zellteilung mechanisch von einander abhängen, so scheint es mir doch wertlos, für einen einzigen, noch dazu den Schluss der Zellteilung darstellenden Prozess eine mechanische Erklärung aufzustellen.

Ich glaube somit zu dem Satze berechtigt zu sein, dass ein

mechanischer oder, um mit Errera zu reden, molekular-physikalischer Einblick in die bei der Bildung der Zellmembran obwaltenden Kräfte durch die Erörterungen dieses Autors in keiner Weise angebahnt wurde.

Gehen wir nun zur Besprechung der Berthold'schen Arbeit über. Dieser Autor stimmt zwar mit Errera insofern überein, als er — nicht gerade zur Erhöhung des Verständnisses seiner Deduktionen — wiederholt von mechanischen Beziehungen zwischen den Plateau'schen Gleichgewichtsfiguren und dem Zellmembrannetze spricht und auch seinen Betrachtungen immer Flüssigkeitslamellen zu Grunde legt. Auf der andern Seite hebt er jedoch ausdrücklich hervor, dass die Oberflächenspannungen bei der Bildung der Zellmembran keine Rolle spielen, dass vielmehr die Lage der neuen Zellmembran durch die im Plasmakörper während der Zellteilung sich abspielenden Prozesse bedingt wird (cf. Berthold, I, 229). Er verzichtet denn auch auf eine exakte mechanische Erklärung der Orientierung der entstehenden Zellmembranen und stellt es vielmehr nur als »Prinzip« hin, »dass, soweit es andere für die Teilungsrichtung ebenfalls massgebende Faktoren gestatten, die Trennungslamelle zu einer Fläche minimae areae werde« (Berthold I, 253).

Es lässt sich nun in der That, wie Berthold zeigt, diesem Prinzip eine grössere Anzahl von Fällen unterordnen, als dem von Sachs (I u. II) aufgestellten Prinzip der rechtwinkeligen Schneidung, die sich für die meisten Fälle als ein Spezialfall aus dem Prinzip der kleinsten Flächen ableiten lässt. Auf der andern Seite wird jedoch bereits von Berthold selbst darauf aufmerksam gemacht, dass auch von diesem Prinzip eine ganz beträchtliche Anzahl von Ausnahmen besteht, und so bezeichnet denn auch dieser Autor das Prinzip der kleinsten Flächen nur »als das allgemeine Prinzip, welches für die Orientierung der Zell-

wände in erster Linie, wenn auch keineswegs ausschliesslich, massgebend ist« (cf. Berthold I, 252).

Besonders hervorheben möchte ich aber noch einmal, dass wir es hier nicht mit einer mechanischen Erklärung, sondern nur mit einer aus den Erfahrungsthatsachen abgeleiteten Regel zu thun haben, die für sehr zahlreiche Fälle zutrifft, für andere aber auch nicht. Das Prinzip der kleinsten Flächen kann somit auch ebensowenig, wie das Prinzip der rechtwinkeligen Schneidung, als ein allgemein giltiges Gesetz angesehen werden.

Es scheint mir ferner auch ein spezielles Eingehen auf die Ausnahmen von dem Prinzip der kleinsten Flächen zur Zeit nicht sehr lohnend, denn, so lange wir für die mechanische Erklärung der aufgestellten Regel nicht die geringsten Anhaltspunkte haben, scheint es mir aussichtslos, die Ausnahmen von dieser Regel mechanisch erklären zu wollen.

Als Resultat dieser kritischen Erörterungen möchte ich somit folgende Sätze aufstellen:

Die neugebildete Membran steht zwar dem Sachs'schen Prinzip der rechtwinkligen Schneidung entsprechend meist senkrecht auf der Membran der Mutterzelle, sie ist ferner dem Berthold-Errera'schen Prinzip entsprechend noch häufiger eine Fläche minimae areae, aber es kommen zahlreiche Ausnahmefälle von beiden Prinzipien vor. Auch das Prinzip der kleinsten Flächen ist zur Zeit einer mechanischen Begründung gänzlich unzugänglich und kann somit nur als eine aus den Erfahrungsthatsachen abgeleitete für die Mehrzahl der Fälle giltige Regel angesehen werden.

2. Die während des Wachstums eintretenden Verschiebungen der Zellmembranen.

Ueber die nach vollendeter Zellteilung bei dem späteren Wachstum der Zellen eintretenden Verschiebungen der Membranen habe ich in den Publikationen Errera's nur folgende Sätze auffinden können:

»In ausgewachsenen Pflanzengeweben tritt die passive Spannung der Zellwand durch den Turgor an Stelle der aktiven Oberflächenspannung. Die Gruppierung nach Winkeln von 120° bleibt daher erhalten oder wird sogar durch nachträgliche Verschiebungen erreicht, falls ursprünglich rechtwinklige Schneidung stattgefunden hatte«. (cf. Errera II, 397.)

Diese Sätze haben jedoch wohl nur dann einen Sinn, wenn man unter ausgewachsenen Geweben solche versteht, in denen keine Zellteilungen mehr stattfinden, die allerdings zum Teil gerade die allergrösste Wachstumsintensität zeigen. Es scheint mir diese Interpretation der Errera'schen Sätze namentlich deswegen geboten, weil doch in wirklich ausgewachsenen Geweben keine nachträglichen Verschiebungen mehr stattfinden können, von denen aber im zweiten der beiden oben citierten Sätze ausdrücklich die Rede ist.

Ist nun die obige Interpretation der Errera'schen Sätze richtig, so würden nach seiner Ansicht die Oberflächenspannungen bei dem Wachstum der fertig gebildeten Zellmembran keine Rolle mehr spielen, dahingegen hätten wir in der durch den Turgor bewirkten Spannung der Zellmembranen einen Faktor, der die Wachstumsverschiebungen beherrschte.

Berthold verzichtet dagegen auch in dieser Beziehung auf eine exakt mechanische Erklärung und sucht nur nachzuweisen, dass auch die während des Wachstums eintretenden Verschiebungen unter der Herrschaft des Prinzips der kleinsten Flächen stehen. Er führt allerdings ausserdem mehrere Faktoren an, die die ver-

schiedenen Ausnahmen erklären sollen; offenbar haben aber diese Erklärungsversuche wenig Wert, so lange wir für die der Regel folgenden Fälle keine exakt mechanische Erklärung besitzen.

Eine Mitwirkung der Oberflächenspannungen bei den Wachstumsverschiebungen scheint jedoch auch Berthold nicht anzunehmen, und ich kann daher wohl darauf verzichten, auf diese Möglichkeit hier näher einzugehen. Eine etwas ausführlichere Besprechung scheint mir jedoch der Einfluss des Turgors auf die während des Wachstums eintretenden Verschiebungen zu erfordern.

Zunächst ist nun nach den vorliegenden Untersuchungen zum mindesten wahrscheinlich, dass der Turgor bei dem Flächenwachstum der Zellen eine hervorragende Rolle spielt. Hinsichtlich der älteren diesbezüglichen Beobachtungen verweise ich auf die früher gegebene Zusammenstellung (cf. Zimmermann I, 203 ff.). Aus der neueren Litteratur verdienen noch die Beobachtungen von Wortmann (I, 267) Erwähnung, der namentlich bei verschiedenen Wurzelhaaren eine direkte Beziehung zwischen der Wachstumsintensität und der Turgorkraft nachweisen konnte.

Auf der anderen Seite findet man nun aber ein vom Turgor unabhängiges Wachstum der Zellmembran bei den sogenannten Membranfalten, wie sie z. B. in der Epidermis der Blumenblätter schon mehrfach beobachtet wurden. Mag man hier auch die soliden ins Zelllumen hineinragenden Membranleisten als durch Apposition entstandene Membranverdickungen ansehen, die z. B. mit den spiraligen Verdickungen in die gleiche Kategorie zu stellen wären, so bleibt doch eine solche Annahme für diejenigen Fälle ausgeschlossen, wo die zunächst soliden Leisten später an ihren dem Zelllumen zugekehrten Enden derartig gespalten werden, dass sie rundliche Lufträume umschliessen. Dieses mit Abrundung verbundene Wachstum ist offenbar durch einfache Turgordehnung nicht zu erklären, es muss hier ja im Gegenteil die wachsende Zellmembran gerade den Turgordruck überwinden. Eine derartige Entstehungsweise der in der Epidermis verschiedener Blumen-

blätter vorhandenen Lücken wurde nun aber bereits von Hiller (I, 428), dessen Angaben neuerdings von Strasburger (I, 159) bestätigt wurden, nachgewiesen. Der letztgenannte Autor gibt l. c. auch für die bekannten Membranfalten der Querwände vieler Spirogyren und den Cellulosering von Oedogonium im Gegensatz zu seinen früheren Angaben die gleiche Entstehungsweise an.

Immerhin bleibt jedoch zu berücksichtigen, dass es sich hier um ganz eigenartige Wachstumsvorgänge handelt, die sämtlich mit einem Wachstum der Zelle nicht verbunden sind, und wenn man auch aus denselben schliessen muss, dass die Zellmembran in gewissen Fällen ein vom Turgor gänzlich unabhängiges (»aktives«) Wachstum besitzen kann, so folgt aus denselben doch noch nicht, dass der Turgor allgemein für das Flächenwachstum der Membran, namentlich sobald dasselbe mit einem Wachstum der Zelle verbunden ist, ganz bedeutungslos sei.

Nun wurde allerdings in neuerer Zeit von Krabbe (II, 70) auch für die Cambiumzellen aus verschiedenen Beobachtungen auf ein völlig aktives, vom Turgordrucke unabhängiges Wachstum geschlossen, ich habe jedoch schon früher darauf hingewiesen, dass seine Beobachtungen keineswegs volle Beweiskraft beanspruchen können (cf. Zimmermann I, 204).

Sodann hat auch Klebs (I, 525) einige Beobachtungen angeführt, aus denen er den Schluss zieht, dass ein Wachstum ohne Turgor möglich sei. Er fand nämlich, dass bei plasmolysierten Zellen von Zygnema der erste Anfang des Längenwachstums, die Längsstreckung, vor sich gehen kann, bevor eine Zellhaut gebildet worden. Wenn man nun den Turgor nach der ursprünglich von Sachs aufgestellten Definition als die Spannung zwischen dem hydrostatischen Druck des Zellsaftes und der Elastizität der gedehnten Zellwand definiert, so kann natürlich bei diesen nackten Protoplasten von einem Turgor nicht die Rede sein. Die Ausdrücke »Turgor« und »Turgorkraft« werden aber in der neueren Litteratur sehr häufig in anderer Bedeutung einfach zur Bezeichnung des hydrostatischen Druckes des Zellsaftes angewandt und wenn man speziell

von dem Einflusse des Turgors auf das Wachstum spricht, wird man doch wohl stets in erster Linie an den hydrostatischen Druck des Zellsaftes als treibende Kraft beim Wachstum denken. Somit scheint es mir denn auch am zweckmässigsten bei nackten Protoplasten einfach den hydrostatischen Druck des Zellsaftes auf den Plasmakörper als Turgor zu bezeichnen. Andernfalls würde man zum mindesten die Spannung zwischen Plasmakörper und Zellsaft als Turgor definieren müssen.

In beiden Fällen wäre man aber nur dann berechtigt, bei nackten Protoplasten von einem Wachstum ohne Turgor zu reden, wenn dasselbe ohne Beteiligung des hydrostatischen Druckes des Zellsaftes stattfände. Hierfür scheinen mir nun aber die Beobachtungen von Klebs keineswegs einen zwingenden Beweis zu erbringen; hält es dieser Autor doch selbst für wahrscheinlich, dass die Erhöhung des Zellsaftdruckes beim Wachstum mitwirkt; er bestreitet nur, dass die Zunahme des osmotischen Druckes im Zellsaft die Hauptursache des Wachstums sei. Auch hierin scheint er mir zu weit zu gehen. Der Umstand, dass bei den kontrahierten Protoplasten von Zygnema aus einem zunächst kugelförmigen Körper ein langgestreckter entsteht, könnte ja sehr wohl in einer ungleichen Dehnbarkeit der betreffenden Protoplasten seinen Grund haben. Dieser Annahme scheinen mir, nachdem Pfeffer (II, 253) in exakter Weise nachgewiesen, dass namentlich die Hautschicht des Plasmakörpers eine nicht unbeträchtliche Zähigkeit besitzt, keine mechanischen Bedenken entgegenzustehen. Speziell in unserem Falle geht ja schon aus der langgestreckten Form der Protoplasten hervor, dass im Plasmakörper eine Schicht von gewisser Festigkeit vorhanden sein muss.

Es soll nun übrigens mit dem Obigen keineswegs behauptet werden, dass das Wachstum der Zygnema-Protoplasten wirklich in der oben geschilderten Weise stattfinden müsste, vielmehr möchte ich nur nachweisen, dass in den von Klebs beobachteten Fällen der hydrostatische Druck des Zellsaftes kombiniert mit ungleicher Festigkeit des Protoplasten eine ausreichende Erklärung

des Wachstums zu geben im Stande ist und dass die Beobachtungen von Klebs keineswegs als Beweis gegen die allgemeine Beteiligung des Turgors beim Wachstum angeführt werden können.

Auf der andern Seite wurde nun aber auch durch verschiedene Beobachtungen dargethan, dass keineswegs in allen Fällen eine einfache Proportionalität zwischen Turgor und Flächenwachstum bestehen kann. Ich erwähne in dieser Hinsicht zunächst die Untersuchungen von Askenasy (I), nach denen durch erhebliche Temperaturerniedrigung keine merkliche Aenderung in der Grösse der Turgordehnung hervorgebracht wird, während durch dieselbe das Wachstum ausserordentlich rasch und plötzlich herabgedrückt wird.

Sodann verdient hier aber auch namentlich die schon von Pfeffer (I, 58) hervorgehobene Thatsache Beachtung, dass das Wachstum bei Sauerstoffabschluss sofort sistiert wird, während die Turgorkraft zunächst wenigstens sicher keine erhebliche Aenderung erfährt. Es geht hieraus unzweifelhaft hervor, dass das Wachstum keineswegs eine einfach mechanische Dehnung sein kann, dass vielmehr dem Plasmakörper eine wesentliche Rolle beim Wachstum zufällt. Denn wenn das Flächenwachstum der Membran wirklich nur in einer von der Turgorkraft bewirkten mechanischen Dehnung bestände, so könnte man doch höchstens ein stärkeres Wachstum bei Sauerstoffentziehung erwarten; es ist ja a priori wahrscheinlich, dass das Dickenwachstum der Membranen (die Apposition neuer Lamellen) durch die Sauerstoffentziehung sistiert wird.

So spielt denn auch bei fast allen in den letzten Jahren ausgesprochenen Ansichten über die Flächenwachstumsmechanik der Zellmembran der Plasmakörper eine gewisse Rolle. Der Einzige, der neuerdings eine rein mechanische Erklärung des Wachstums der Zellmembran ohne Zuhilfenahme des Plasmakörpers versucht hat, ist wohl Wortmann (I) [1]). Dieser Autor fasst seine Ansicht in folgenden Worten zusammen:

---

1) Es sei mir gestattet, an dieser Stelle eine kleine in der gleichen Arbeit ent-

»Auch bei nur geringer Dehnbarkeit vermag eine Membran sehr wohl durch Apposition ganz ergiebig in die Fläche zu wachsen. Man hat nur zu berücksichtigen, dass während der Dehnung durch Apposition neuer Membranelemente der Querschnitt der Membran wieder vergrössert wird und daher dieselbe oder eine annähernd gleiche Dehnbarkeit wieder hergestellt wird, wie sie anfangs herrschte. Sobald die Membran daher durch den Turgordruck überhaupt, wenn auch um ein Minimales, gedehnt werden kann, ist schon ein fortdauerndes Flächenwachstum möglich, wenn nämlich, gleichbleibenden Turgordruck für die Flächeneinheit vorausgesetzt, die Apposition derart ist, dass die ursprüngliche Querschnittsgrösse der Membran nicht überschritten wird«. (Wortmann I, 303.)

Dass die in diesen Sätzen ausgesprochene Ansicht mechanisch völlig unhaltbar ist, scheint mir auf der Hand zu liegen. Denn wenn eine Zellmembran so weit ausgedehnt ist, dass ihre elastische Spannung der Turgorkraft das Gleichgewicht hält, so kann doch unmöglich dadurch, dass auf ihrer Innenseite eine neue ungespannte Lamelle angelagert wird, eine neue Dehnung bewirkt werden. Dies könnte doch nur dann der Fall sein, wenn mit der Apposition neuer Lamellen die elastische Spannung in der zuvor vorhandenen Membran verloren ginge. Dies wird aber offenbar, wenn man nicht eine mehr oder weniger mysteriöse Wirkung des Plasmakörpers zu Hilfe nehmen will, ebensowenig der Fall sein können, wie bei einem gespannten Kautschukstreifen, den man

---

haltene Inkorrektheit zu berichtigen. Wortmann sagt nämlich p. 302: »Zimmermann hält offenbar eine passive Dehnung und ein Flächenwachstum der Membran für identische Vorgänge«. Er citiert auch 2 Stellen aus meiner Pflanzenzelle, aus denen dies offenbar hervorgehen würde, wenn dieselben nicht, wie aus dem Zusammenhange sofort ersichtlich ist, eine objektive Darstellung der damals von Schmitz und Strasburger vertretenen Ansicht bildeten. Es schien mir die Hervorhebung dieses Umstandes im eigenen Interesse geboten, weil es nach der Wortmann'schen Darstellung den Anschein haben muss, als ob ich in meiner Pflanzenzelle Prozesse für identisch erklärt hätte, von denen ich selbst auf derselben Seite glaube nachgewiesen zu haben, dass sie unmöglich identisch sein können.

mit einem ungespannten Streifen an einer Längsfläche zusammenklebt. Offenbar wird sich in diesem Falle das Vorhandensein der Spannungen, sobald man den zusammengeklebten Streifen freie Bewegung gestattet, durch entsprechende Krümmungen zu erkennen geben.

Nach der Wortmann'schen Anschauung müssten ferner auch die äussersten Partien der Zellmembran, die natürlich die ältesten sein müssten, beliebig weit auseinandergezogen werden können, was mit der von ihm angenommenen geringen Dehnbarkeit im direkten Widerspruche steht.

Ich glaube mich somit zu dem Satze berechtigt, dass die von Wortmann ausgesprochene Ansicht über die Mechanik des Flächenwachstums schon aus rein mechanischen Gründen unmöglich ist [1]).

Im Gegensatz zu den Wortmann'schen Anschauungen wird denn auch von den meisten Autoren, die das Flächenwachstum der Membran ganz ohne Zuhilfenahme von Intussusceptionswachstum erklären wollen, die Annahme gemacht, dass die Zellmembran eine ganz enorme Dehnbarkeit besitzt. Da nun aber alle exakten Versuche zeigen, dass die Cellulosemembranen durch einfache Dehnung keineswegs in so hohem Grade ausgedehnt werden können, wie es die Theorie verlangt [2]), so ist noch die weitere Annahme notwendig, dass der Plasmakörper in irgend welcher Weise die Dehnbarkeit der Zellmembranen erhöht. So hält es z. B. Noll (I, 130) für wahrscheinlich, »dass durch Einwirkung des Protoplasmas die Eigenschaften der zu dehnenden Membran so geändert werden, dass eine fast unbegrenzte (unelastische) Dehnung erfolgen kann«. An einer andern Stelle spricht der gleiche Autor von einer »Dehnung, die bei gleichmässig bleiben-

1) Uebrigens hat sich auch schon Askenasy (I, 88) gegen die Wortmann'schen Anschauungen ausgesprochen.

2) Schon von Naegeli (I, 279) wurde berechnet, dass sich die Internodialzellen der Claraceen in der Längsrichtung auf das 2000fache ausdehnen müssten. Auch Noll (I, 130) beobachtete eine Ausdehnung der Caulerpa-Membranen auf das 8- bis 10fache der ursprünglichen Länge.

dem Turgor dadurch immer weiter gehen kann, dass die Membran vom Plasma weicher, dehnbarer gemacht, ihre elastische Gegenwirkung daher herabgesetzt wird«. (cf. Noll II, 502.)

In der That lassen sich unter dieser Annahme viele Beobachtungen leicht erklären. So muss z. B. offenbar ein lokalisiertes Flächenwachstum der Membranen eintreten, wenn der Plasmakörper nur an bestimmten Stellen die Dehnbarkeit derselben erhöht. Auch das ungleiche Wachstum verschiedener Zellen, die gleichen Turgor besitzen, kann durch ungleiche Dehnbarkeit der Membranen der verschiedenen Zellen erklärt werden.

Auf der anderen Seite lassen sich aber auch gegen die Annahme von dem ausschliesslichen Wachstum durch Dehnung sehr schwerwiegende Gründe anführen. So namentlich, wie zuerst von Naegeli (I, 279) betont und neuerdings wieder von Askenasy (I, 87) hervorgehoben wurde, die Ungleichheit des Wachstums der Zellmembranen in den verschiedenen Richtungen. So ist z. B. wenn es sich beim Wachstum nur um mechanische Dehnung handelte, durchaus nicht einzusehen, weshalb eine Spirogyrazelle ausschliesslich in der Längsrichtung der Zellen wächst, während doch, wie schon von Naegeli (I, 280) gezeigt wurde, die Dehnbarkeit, die aus der bei der Plasmolyse eintretenden Kontraktion erschlossen wurde, in der Quer- und Längsrichtung nicht wesentlich verschieden ist.

Ausserdem wurde ebenfalls bereits von Naegeli (I, 281) darauf hingewiesen, dass die z. B. bei den röhrenförmigen Internodien der Characeen beobachteten Drehungen der Zellen unerklärlich sein würden, wenn man annehmen wollte, dass das Wachstum derselben einfach auf Dehnung beruhte, während die Intussusceptionstheorie für diese Thatsache eine ausreichende Erklärung zu bieten im Stande ist.

Endlich kann hier auch das optische Verhalten verschiedener Zellmembranen angeführt werden. So spricht z. B. die optische Reaktion der Membranen der Internodialzellen von Nitella entschieden gegen das Vorhandensein von Spannungen innerhalb derselben, die durch parallel zur Längsrichtung wirkende Dehnung

hervorgerufen sein könnten. Es fällt bei diesen nämlich die kleinere Axe der in der Flächenansicht wirksamen Elastizitätsellipse (im Sinne Naegeli's) mit der Längsrichtung der Zellen zusammen, während schon bei relativ geringer Dehnung in der Längsrichtung eine Umkehrung der optischen Axen stattfindet (cf. Zimmermann II, p. XXXVIII.). Will man auch hier das Wachstum lediglich als Dehnung auffassen, so muss man offenbar annehmen, dass diese Dehnung sich ohne die geringste Spannung vollzieht. Die Cellulosemembran müsste dann also noch viel plastischer sein, als stark wasserhaltige Gelatine oder Gummischleim; denn diese zeigen bereits eine der Dehnung entsprechende optische Reaktion.

Dass nun aber eine derartig plastische Substanz durch den nach allen Richtungen mit gleicher Stärke wirkenden hydrostatischen Druck des Turgors eine in den verschiedenen Richtungen so verschiedene Ausdehnung erfahren sollte, wie man sie z. B. bei Spirogyra und Nitella beobachtet, setzt denn doch physikalische Eigenschaften bei den wachsenden Membranen voraus, die mir selbst für die Allmacht des Plasmakörpers eine etwas zu starke Zumutung zu sein scheinen. Jedenfalls würde es sich hier aber um einen mechanisch in keiner Weise erklärbaren Vorgang handeln, und man wird die obige Annahme nur dann machen dürfen, wenn zwingende Beweise für dieselbe vorliegen.

In dieser Hinsicht können nun aber die von verschiedenen Autoren beobachteten Fälle, in denen beim Wachstum ein Zerreissen äusserer Membranlamellen stattfand, nichts beweisen. Sie zeigen eben nur, dass diese Lamellen kein unbegrenztes Wachstum besitzen; ob aber die vor dem Zerreissen erfolgte Flächenausdehnung auf Intussusceptionswachstum oder mechanischer Dehnung beruhte, bleibt völlig unentschieden. Noch viel weniger ist aber eine Verallgemeinerung von diesen meist einzelligen oder aus Zellfäden bestehenden Organismen auf die Zellgewebe der höheren Gewächse gestattet.

Ein wirklicher Beweis für das Wachstum durch Dehnung

würde sich meiner Ansicht nach nur aus den von Noll (I, 138) bei Bryopsis und Derbesia ausgeführten Messungen ableiten lassen. Nach diesen soll nämlich mit der Flächenausdehnung der äusseren Membranlamellen stets auch eine der Grösse nach reciproke Verdünnung derselben verbunden sein. Die Richtigkeit dieser Angaben vorausgesetzt, würde also in diesem speziellen Falle eine Volumzunahme nicht stattfinden, und wir hätten hier in der That einen Fall von bedeutendem Flächenwachstum ohne Intussusception vor uns. Ich vermag jedoch nicht zu entscheiden, welche Zuverlässigkeit den ohne Zahlenangaben publizierten Messungen, die nach den eigenen Angaben von Noll grosse Schwankungen zeigten, zukommt. Jedenfalls dürfen aus denselben um so weniger verallgemeinernde Schlüsse gezogen werden, als die unstreitig genaueren Messungen, die Krabbe (I, 390) an Bastzellen ausgeführt hat, zu gerade entgegengesetzten Resultaten geführt haben.

Ueberhaupt lässt sich wohl nicht in Abrede stellen, dass die von Naegeli aufgestellte Intussusceptionstheorie eine viel bessere Erklärung für das Flächenwachstum der pflanzlichen Zellmembranen zu geben im Stande ist, und man wird um so weniger Bedenken tragen können, sich derselben anzuschliessen, als durch die exakten Untersuchungen von Correns (I) im Einklang mit den Angaben Naegeli's und im Gegensatze zu der früher von Schmitz und Strasburger vertretenen Ansicht der unzweifelhafte Nachweis geliefert wurde, dass bei Glöocapsa und Petalonema auch das Dickenwachstum der mit dem Plasmakörper nicht direkt in Berührung stehenden Lamellen sicher auf Intussusception beruht.

Ein zwingender Beweis für das Flächenwachstum durch Intussusception liegt ferner in den schon erwähnten Messungen von Krabbe (I, 390) vor, der bei den Bastzellen verschiedener Gewächse an vom Plasmakörper getrennten Lamellen eine mit erheblicher Volumzunahme verbundene Ausdehnung nachweisen konnte. Wenn man nun auch die von Klebs (II, 369) betonte Möglichkeit zugeben muss, dass der Plasma-

körper durch chemische Wirkung die Dehnbarkeit der betreffenden Membranen erhöhen könnte, so kann hier doch von einer einfachen Dehnung nicht die Rede sein, da bei einer solchen doch unmöglich eine annähernde Verdoppelung des Volumens eintreten könnte, wie sie von Krabbe thatsächlich nachgewiesen wurde. Sodann sind aber auch die bereits erwähnten Faltungen der Zellmembranen (cf. p. 167) nach der Intussusceptionstheorie leicht zu erklären, während sie natürlich unmöglich als Folgen mechanischer Dehnung aufgefasst werden können.

Endlich ist es auch nach den Angaben von Wille (I) und nach den neuesten Untersuchungen von Strasburger (I) zum mindesten sehr wahrscheinlich, dass auch bei der Membranbildung zahlreicher Pollenkörner Intussusceptionswachstum stattfindet.

Da sich auf der andern Seite nicht die geringsten mechanischen Bedenken gegen die Naegeli'sche Theorie des Intussusceptionswachstums anführen lassen und sich sogar mit Sicherheit die verschiedenartigsten chemischen Prozesse innerhalb vom Plasmakörper getrennter Schichten abspielen, scheint es mir um so mehr geboten, an der Intussusceptionstheorie festzuhalten, als alle anderen Erklärungsversuche für das Flächenwachstum der Zellmembran auf mechanische Unmöglichkeiten stossen.

Uebrigens wurde schon von Naegeli (I, 328) darauf hingewiesen, welche grossen theoretischen Schwierigkeiten einem weiteren Ausbau der Intussusceptionstheorie entgegenstehen. So lassen sich schon über die Form, in der die Cellulosemolekeln in die Membran gelangen, keine bestimmte Angaben machen; als wahrscheinlich kann es in dieser Beziehung nur gelten, dass bei der Intussusception der Plasmakörper eine wichtige Rolle spielt, wenigstens spricht hiefür die bereits erwähnte Thatsache, dass das Wachstum bei Sauerstoffentziehung sofort aufhört. Worin nun aber die Beteiligung des Plasmakörpers am Membranwachstum besteht, scheint mir nach den vorliegenden Untersuchungen in keiner Weise entschieden werden zu können. Ich verzichte denn auch darauf, auf die diesbezüglichen Spekulationen von

Wiesner (I) und Strasburger (I), die schon von verschiedenen Autoren kritisch beleuchtet und allzu wenig auf exakte Beobachtungen basiert sind, näher einzugehen.

Für die den Ausgangspunkt unserer Erörterungen bildende Frage ist es nun aber namentlich von Wichtigkeit, zu entscheiden, welche Rolle wir dem Turgor bei dem Intussusceptionswachstum zuschreiben sollen. In dieser Hinsicht liegt wohl die Annahme am nächsten, dass durch die Dehnung die Einlagerung neuer Cellulosemolekeln erleichtert wird und vorwiegend in der Richtung des geringsten Widerstandes, der geringsten Kohaesion, stattfindet.

Von Naegeli (I, 281) wurde schon gezeigt, wie durch diese Annahme auch bei sehr geringen Kohaesionsunterschieden sehr grosse Wachstumsverschiedenheiten in den verschiedenen Richtungen erklärt werden können. Er sagt a. a. O. speziell mit Rücksichtnahme auf die in der Längsrichtung wachsenden Spirogyra-Zellen: »Für die Theorie der Intussusception genügt eine unendlich geringe Verminderung der Kohaesion in der Längsrichtung. Dieselbe veranlasst eine unendlich geringe Einlagerung, wodurch momentan das Gleichgewicht sich herstellt, das aber im nächsten Augenblick wieder gestört wird; darauf findet eine neue Einlagerung statt u. s. f.«

In späterer Zeit wurde nun, namentlich von Sachs und H. de Vries (I) der Turgor als der wesentlichste Faktor beim Intussusceptionswachstum hingestellt. So sagt z. B. Sachs (III, 762): »Man kommt dem wahren Sachverhalt vielleicht ziemlich nahe, wenn man annimmt, dass durch den Turgor und die Imbibition, sowie durch die damit verbundenen sekundären Gewebespannungen die Elastizitätsgrenze der wachsenden Zellhäute beständig beinahe erreicht wird, und dass durch die Einlagerung fester Partikel, die im gegebenen Moment herrschende Spannung zum Teil ausgeglichen wird, worauf sich der Vorgang wiederholt«.

Es scheint mir nun in der That, dass diese Anschauung über das Flächenwachstum der Zellmembran, wenn man noch hinzu-

fügt, dass die Einlagerung neuer Cellulosemolekeln vorwiegend in der Richtung des geringsten Widerstandes, resp. der stärksten Dehnung, stattfindet, am besten allen beobachteten Erscheinungen gerecht wird, und es frägt sich nun, ob diese Theorie eine streng mechanische Erklärung für die beim Wachstum eintretenden Verschiebungen zu geben vermag, ob dieselbe speziell erfordert, dass die Wachstumsverschiebungen stets derartig verlaufen, dass die wachsenden Membranen immer mehr zu Flächen minimae areae werden.

In dieser Beziehung wurde nun bereits von Naegeli und Schwendener (I, 401) nachgewiesen, dass ein jeder Zellkomplex infolge des hydrostatischen Druckes des Zellsaftes das Bestreben hat, Kugelform anzunehmen, mag es sich nun um einfache Dehnung handeln oder auch die Membran in einem ihrem Spannungsverhältnisse entsprechenden Masse durch Intussusception wachsen.

Diese Deduktionen von Naegeli und Schwendener lassen sich nun aber offenbar dahin verallgemeinern, dass der Turgor und das in obiger Weise definierte Intussusceptionswachstum dahin streben muss, die Zellmembranen zu Flächen minimae areae zu machen.

Um mich jedoch nicht in mathematische Deduktionen einlassen zu müssen, will ich mich an dieser Stelle darauf beschränken, zu zeigen, dass bei Körpern, die von Stücken von Kugelflächen begrenzt sind, der Turgor in der That in der gleichen Weise wirkt, wie die Oberflächenspannungen auf Flüssigkeitslamellen.

Die Wirkungsweise des Turgors lässt sich am besten aus der von Naegeli (I, 303) aufgestellten Gleichung zwischen Radial- und Tangentialspannung ableiten. Nach dieser ist die Tangentialspannung $= \frac{r \times \text{Radialspannung}}{2\,D}$, wobei r den Krümmungsradius und D die Dicke der betreffenden Membran bezeichnet. Es folgt aus dieser Gleichung unmittelbar, dass die in der Flächeneinheit herrschende Tangentialspannung bei gleicher Membrandicke und

gleichem hydrostatischen Drucke einfach dem Krümmungsradius proportional ist. Haben wir also eine Zelle vor uns, die von Flächen mit ungleichen Krümmungsradien begrenzt ist, so werden offenbar diejenigen Flächen, die den grössten Krümmungsradius besitzen, am stärksten gedehnt und folglich auch am stärksten wachsen müssen. Dies ungleiche Wachstum wird solange fortdauern müssen, bis überall der gleiche Krümmungsradius vorhanden ist.

Der von einer Flüssigkeitslamelle z. B. einer Seifenblase ausgeübte Radialdruck ist nun aber bekanntlich dem Krümmungsradius derselben umgekehrt proportional und setzt, wie sich z. B. auch unter Benutzung der obigen Formel leicht ableiten lässt, eine Flächenspannung voraus, die dem Radius direkt proportional ist. Es wird folglich auch hier nur dann ein Gleichgewichtszustand möglich sein, wenn der Krümmungsradius in allen Partien der gleiche ist.

Da nun aber die obigen Gleichungen ganz allgemein für Kugelflächen gelten, so leuchtet es wohl ohne weiteres ein, dass der Turgor auch in komplizierteren Fällen, bei Zellkomplexen etc. in der gleichen Weise wirken wird, wie die Oberflächenspannungen auf Systeme von Flüssigkeitslamellen, dass somit auch der Turgor und das durch diesen in seiner Intensität und Richtung beeinflusste Intussusceptionswachstum das Bestreben haben wird, die Wachstumsverschiebungen derartig zu regeln, dass die Anordnung des Membrannetzes mit den P l a t e a u 'schen Gleichgewichtsfiguren eine möglichst vollständige Uebereinstimmung zeigt.

Abweichungen von den Flächen minimae areae müssen aber eintreten, wenn die Dehnbarkeit und somit auch das Intussusceptionswachstum in den verschiedenen Teilen einer Zellmembran oder auch bei dem gleichen Membranstücke in den verschiedenen Richtungen ungleiche Werte besitzt. Ausserdem ist natürlich auch die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, dass auch noch andere Faktoren, mögen dieselben nun vom Plasmakörper ausgehen, oder durch die Micellarstruktur der Membran selbst bedingt sein, das Flächenwachstum der Membran beeinflussen.

Jedenfalls dürfte aber im obigen der exakte Nachweis geliefert sein, dass der Turgor in der That die während des Wachstums eintretenden Verschiebungen derartig beeinflussen muss, dass das Membrannetz, soweit nicht andere Faktoren dem entgegenwirken, sich immer mehr der Gestalt der Plateau'schen Gleichgewichtsfiguren nähert.

Litteraturverzeichnis.

Askenasy, I. Ueber einige Beziehungen zwischen Wachstum und Temperatur. Ber. d. D. botan. Ges. 1889. p. 61.

Berthold, I. Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.

Correns, C., I. Ueber Dickenwachstum durch Intussusception bei einigen Algen-Membranen. Flora. 1889. p. 298.

Errera, I. Eine fundamentale Gleichgewichtsbedingung organischer Zellen. Berichte d. D. bot. Ges. 1886. p. 441.

— II. Ueber Zellformen und Seifenblasen. Bot. Centralbl. 1888. Bd. XXXIV. p. 395.

Hiller, I. Untersuchungen über die Epidermis der Blumenblätter. Pringsheim's Jahrb. f. w. Bot. Bd. XV. p. 411.

Hofmeister, I. Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867.

Klebs, I. Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Unters. a. d. bot. Instit. zu Tübingen. Bd. II. p. 489.

— II. Referat über Krabbe (I). Botan. Zeitg. 1888. p. 368.

Krabbe, I. Ein Beitrag zur Kenntnis der Struktur und des Wachstums vegetabilischer Zellhäute. Pringsheim's Jahrb. f. w. Bot. Bd. XVIII. p. 346.

— II. Das gleitende Wachstum bei der Gewebebildung der Gefässpflanzen. Berlin 1886.

Naegeli, I. Die Stärkekörner. Pflanzenphysiologische Untersuchungen von C. Naegeli u. C. Cramer. Heft II. 1858.

Naegeli und Schwendener, I. Das Mikroskop. II. Aufl. Leipzig. 1877.

Noll, I. Experimentelle Untersuchungen über das Wachstum der Zellmembran. Abhandl. d. Senckenb. naturf. Ges. Bd. XV. p. 101.

— II. Beitrag zur Kenntnis der physikalischen Vorgänge, welche den Reizkrümmungen zu Grunde liegen. Arbeiten d. bot. Instit. in Würzburg. Bd. III. p. 496.

Pfeffer, I. Pflanzenphysiologie. II. Bd. Kraftwechsel. Leipzig. 1881.

— II. Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vacuolen nebst Bemerkungen über den Aggregatzustand des Protoplasmas und über osmotische Vorgänge. Abhandl. d. math. phys. Klasse der K. Sächs. Ges. d. Wiss. Bd. XVI. p. 185.

Sachs, I. Ueber die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzenteilen. Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg. Bd. II. p. 46.

Sachs, II. Ueber Zellanordnung und Wachstum. Ib. p. 185
— III. Lehrbuch der Botanik. 4. Auflage. 1874.
Strasburger, I. Ueber das Wachstum vegetabilischer Zellhäute. Histologische Beiträge. Heft II. Jena. 1889.
Treub, I. Quelques recherches sur le rôle du noyau dans la division des cellules végétales. Amsterdam. 1878.
de Vries, I. Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. Leipzig. 1877.
Wiesner, I. Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut. Sitzb. d. k. Akad. d. W. z. Wien. Bd. XCIII. I. Abt. 1886. p. 17.
Wille, I. Ueber die Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner der Angiospermen und das Wachstum der Membranen durch Intussusception. Cristiania Videnskabs-Selskabs Forhandlinger. 1886. N. 5.
Wortmann, I. Beiträge zur Physiologie des Wachstums. Bot. Zeitg. 1889. p. 229.
Zimmermann, I. Die Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle. Breslau. 1887.
— II. Ueber das Verhalten der optischen Elastizitätsaxen vegetabilischer Zellmembranen bei der Dehnung. Ber. d. D. bot. Ges. 1884. p. XXXV.

Figurenerklärung zu Tafel III und IV.

Sämtliche Figuren sind mit dem Zeiss'schen Objektiv 1/18 Hom. Imm. und Okular 2 mit Hilfe der Camera lucida gezeichnet.

Tafel III.

Fig. 1—5. Chromatophoren von einem Schnitt durch das Blatt von Achyranthes Verschaffelti var. fol. ret.; 1. normal, 2—5. albicat.

Fig. 6. Albicate Chromatophoren aus dem Blatt von Yucca aloëfolia fol. var.

Fig. 7—9. Mesembryanthemum cordifolium. 7. normale, 8. albicate Chromatophoren aus einem jungen Blatte; 9. albicate Chromatophoren aus einem alten Blatte.

Fig. 10 und 11. Richardia maculata. 10. normale, 11. albicate Chromatophoren aus einem erwachsenen Blatte.

Fig. 12. Bletia florida. Chromatophoren aus dem Gefässbündelparenchym eines ausgewachsenen Blattes.

Fig. 13 und 14. Aspidistra elatior. 13. normale, 14. albicate Chromatophoren.

Fig. 15—17. Farfugium grande. 15. normale, 16. u. 17. albicate Chromatophoren.

Fig. 18—21. Croton irregulare. 18. u. 19. albicate, 20. normale Chromatophoren, 21. Chromatophoren aus einem absterbenden Blatte, s Stärkekörner.

Fig. 22 u. 23. Eranthemum versicolor. Albicate Chromatophoren aus einem Blatte, das sich 2 resp. 5 Tage lang in 10 % Zuckerlösung befunden hatte.

Fig. 24—26. Sambucus nigra. 24. normale, 25. u. 26. albicate Chromatophoren.

Fig. 27—29. Zea japonica. 27. normale, 28. u. 29. albicate Chromatophoren.

Fig. 30 u. 31. Zebrina pendula. 30. normale, 31. albicate Chromatophoren aus dem ausgewachsenen Internodium.

Fig. 32 u. 33. Pelargonium zonale f. v. 32. albicate Chromatophoren, 33. Id. aus einem Blatte, das 3 Tage auf 6 % Zuckerlösung geschwommen hatte.

Fig. 34—36. Impatiens Sultani var. Walkeri. 34. normale, 35. albicate Chromatophoren aus einem jungen Blatte; 36. albicate Chromatophoren aus einem ausgewachsenen Blatte.

Fig. 37. Kern aus der Epidermis des Blattes von Lophospermum scandens, nach dem lebenden Material gezeichnet.

Fig. 38. Chloroplasten aus der Epidermis des Blattstieles von Hedera spec. Nach dem Leben gezeichnet.

Fig. 39—41. Veronica Hendersoni f. v. 39. u. 40. albicate Chromatophoren; 41. Id. aus einem Blatte, das 4 Tage in 10 % Zuckerlösung belassen war.

Fig. 42. Chloroplasten aus der Epidermis des Blattstieles von Aralia Sieboldi.

Fig. 43. Zellkern (n), Chloroplasten (c) und Krystalloid (k) aus einer Mesophyllzelle von Vanda furva.

Fig. 44. Kerne aus dem Assimilationsgewebe des Blattes von Veronica Andersoni, nach dem Leben gezeichnet.

Tafel IV.

Fig. 1—4. Zellen aus der Fruchtknotenwandung von Melampyrum arvense. Doppelfärbung Haematoxylin-Säurefuchsin.

Fig. 5. Zellkern aus der Epidermis des Blattes von Linum austriacum.

Fig. 6. Id. aus der Epidermis der Fruchtknotenwandung derselben Pflanze.

Fig. 7 u. 8. Kerne aus dem Palisadenparenchym des Blattes von

Candollea adnata. Fig. 7. Doppelfärbung mit Haematoxylin-Säurefuchsin; Fig. 8. vor der Färbung mit Säurefuchsin.

Fig. 9. Kerne aus dem Assimilationsgewebe des Blattes von Syringa vulgaris.

Fig. 10. Kerne aus dem Schwammparenchym des Blattes von Forsythia suspensa.

Fig. 11. Kern aus dem Schwammparenchym von Ligustrum vulgare.

Fig. 12. Kern aus der Fruchtknotenwandung von Jasminum Wallichianum.

Fig. 13. Kern aus der Fruchtknotenwandung von Melampyrum pratense.

Fig. 14. Kern aus dem Palisadenparenchym des Blattes von Paulownia imperialis.

Fig. 15. Kerne aus der Wandung eines jungen Fruchtknotens von Alectorolophus major.

Fig. 16. Id. aus einer fast reifen Frucht.

Fig. 17 u. 18. Kerne aus dem Palisadenparenchym des Blattes von Clerodendron Thompsoni.

Fig. 19. Kerne aus dem Mesophyll von Scrophularia Scorodosmia.

Fig. 20. Kern aus der Fruchtknotenwandung von Menyanthes trifoliata.

Fig. 21. Kerne aus dem Schwammparenchym des Blattes von Rivina humilis.

Fig. 22. Kern aus dem Mesophyll von Digitalis grandiflora.

Fig. 23. Kerne aus der Gefässbündelscheide eines sehr jungen Blattes von Veronica salicifolia. Doppelfärbung mit Haematoxylin und Säurefuchsin.

Fig. 24. Kerne aus der Epidermis eines noch nicht ausgewachsenen Blattes von Lophospermum scandens.

Fig. 25. Kern aus dem Schwammparenchym des Blattes von Melampyrum arvense.

Fig. 26. Kern aus der Fruchtknotenwandung von Russelia juncea.

Fig. 27. Kerne aus der Epidermis des Blattes von Lophospermum scandens.

Fig. 28. Kerne aus dem Mesophyll von Linaria vulgaris.

Fig. 29. Kerne aus der Samenknospe von Mimulus Tillingi.

Fig. 30. Kern und Krystalloid aus einer Palisadenzelle von Nuphar advena.

Fig. 31. Krystalloid (Kr), Chloroplasten (c) und Granula (gr) aus einer Schwammparenchymzelle von Passiflora coerulea.

Fig. 32. Krystalloide aus dem subepidermalen Parenchym des Blattes von Vanda furva.

Fig. 33. Albicate Chromatophoren aus dem panachierten Blatt von Pelargonium zonale. Fixierung mit alkoholischer Sublimatlösung. Färbung mit Fuchsin.

Fig. 34. Chloroplasten aus dem Blatt von Viscaria vulgaris. Färbung mit Fuchsin.

Fig. 35. Krystalloide aus der Fruchtknotenwandung von Gratiola officinalis; das unterste mit dem in dessen Nähe befindlichen Kerne.

Fig. 36. Leukoplasten aus der Epidermis der Blattunterseite von Paphiopedilum barbatum. Färbung mit Säurefuchsin Methode B.

Fig. 37. Chloroplasten aus dem Palisadenparenchym des Blattes von Achyranthes Verschaffelti. Färbung mit Fuchsin.

Fig. 38. Chloroplasten aus dem Assimilationsgewebe von Paphiopedilum barbatum. Färbung mit Säurefuchsin-$Cr_2O_7K_2$.

Fig. 39. Krystalloide aus dem Gefässbündelparenchym von Paphiopedilum insigne. Färbung wie Fig. 38.

Fig. 40—42. Bletia hyacinthina. Blatt. 40. Chromatophoren aus dem Gefässbündel; 41. aus der subepidermalen Schicht, g Granula; 42. Kern und Chromatophoren aus der Epidermis. Färbung nach der Altmann'schen Säurefuchsin-Methode.

Fig. 43. Krystalloide aus dem Gefässbündelparenchym des Blattes von Paphiopedilum venustum. Färbung wie Fig. 38.

Fig. 44. Chloroplast aus dem Assimilationsgewebe des Blattes von Listera ovata. Färbung wie Fig. 38.

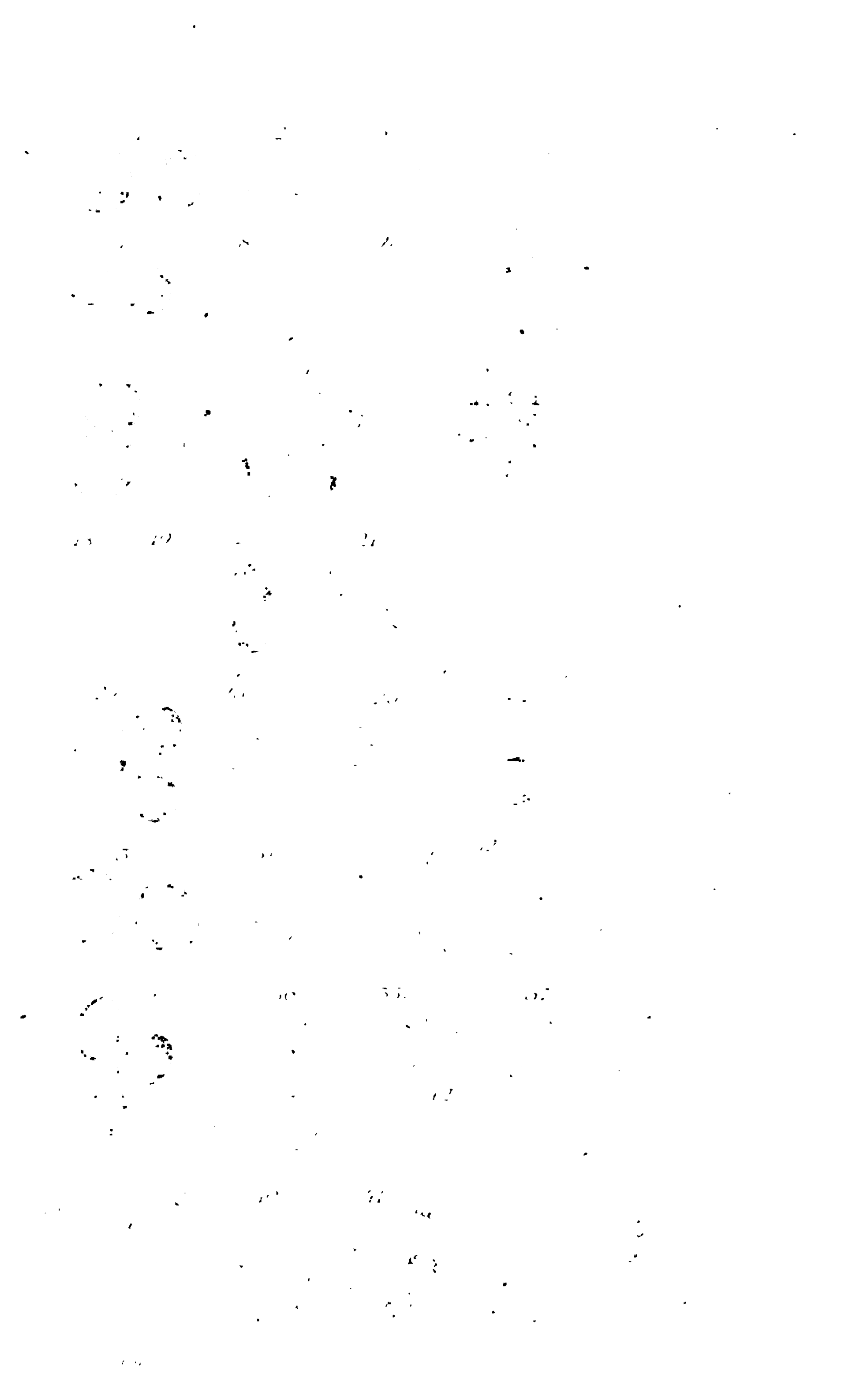
Fig. 45. Chloroplasten aus dem Palisadenparenchym des Blattes von Berberis vulgaris. Färbung nach der Altmann'schen Säurefuchsinmethode.

Fig. 46. Zellkern und Leukoplasten aus der Epidermis der Blattoberseite von Acropera Loddigesii.

Fig. 47. Chloroplasten aus dem Assimilationsgewebe des Blattes von Aërva sanguisorba. Färbung wie Fig. 38.

Fig. 48. Chloroplasten aus dem Palisadenparenchym des Blattes von Convolvulus tricolor. Färbung nach der Altmann'schen Säurefuchsin-Methode.

Fig. 49. Leukoplasten aus der Epidermis des Blattes von Mogiphanes brasiliensis. Färbung wie Fig. 38.



[illegible]

[illegible]

[illegible]

[illegible] Paris [illegible]

[illegible]

[illegible] Wien [illegible]

[illegible]

[illegible]

[illegible]

[illegible] Leipzig. [illegible]

[illegible]

[illegible]

[illegible] Paris [illegible]

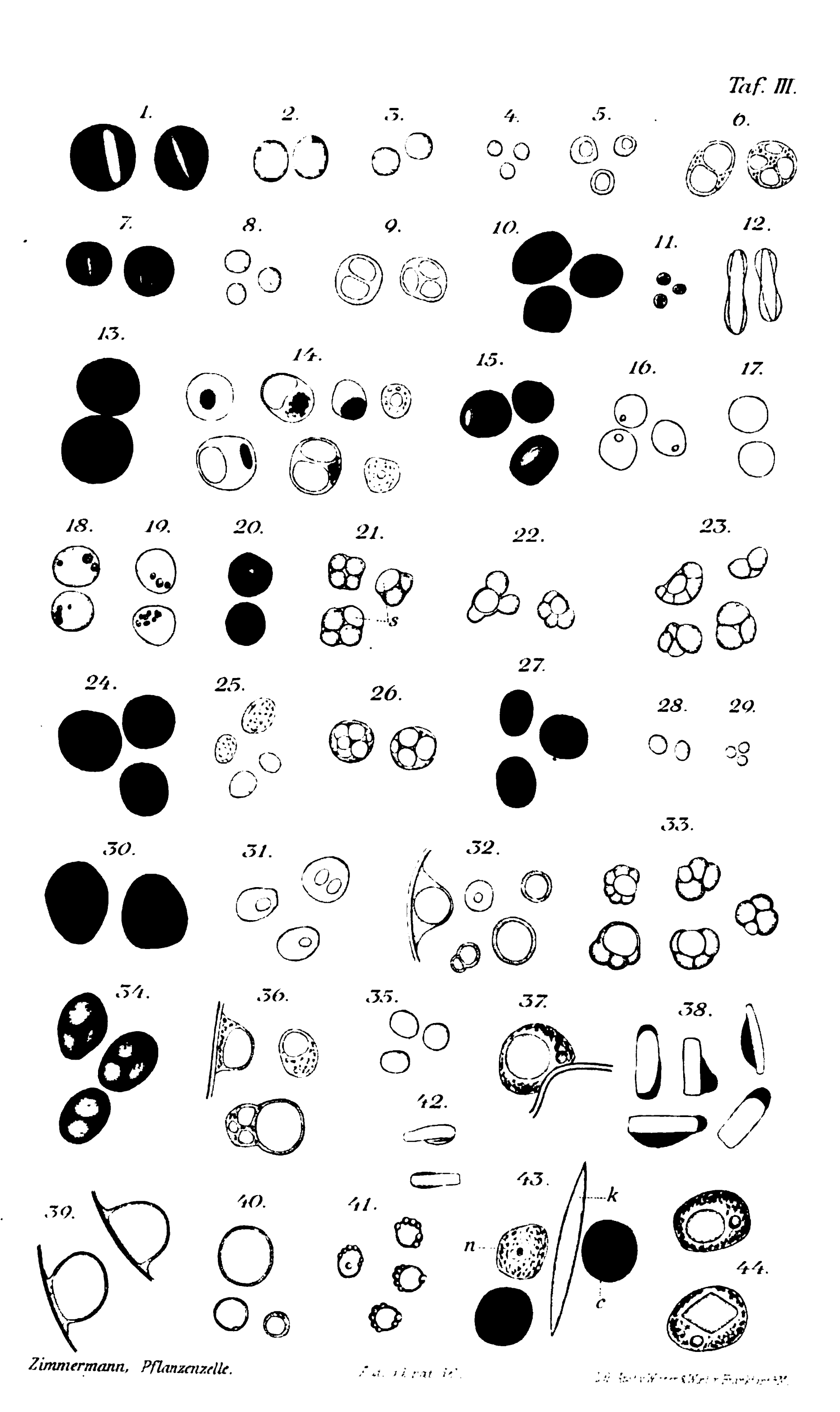
[illegible]

[illegible]

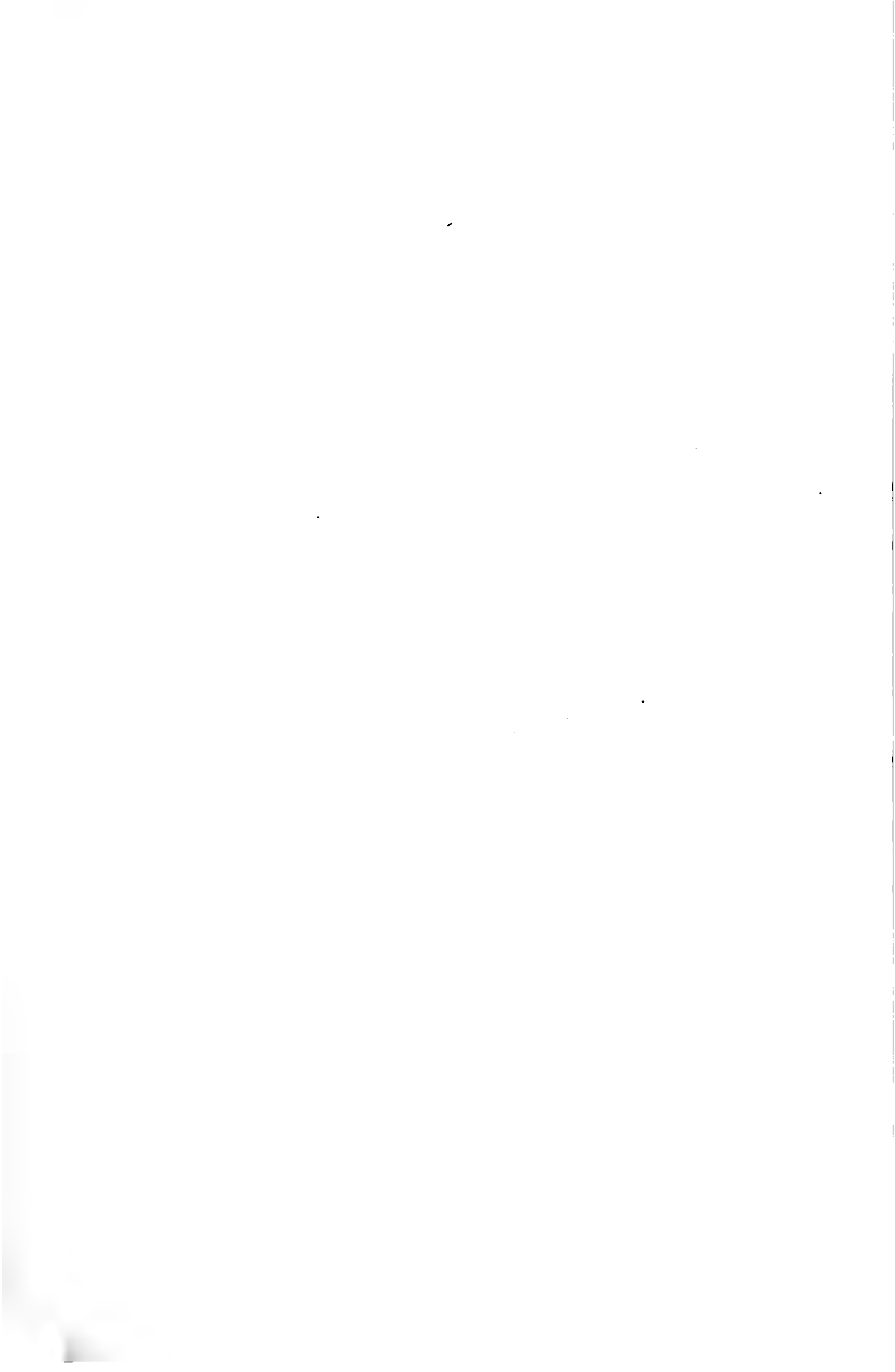
[illegible] Leipzig [illegible]

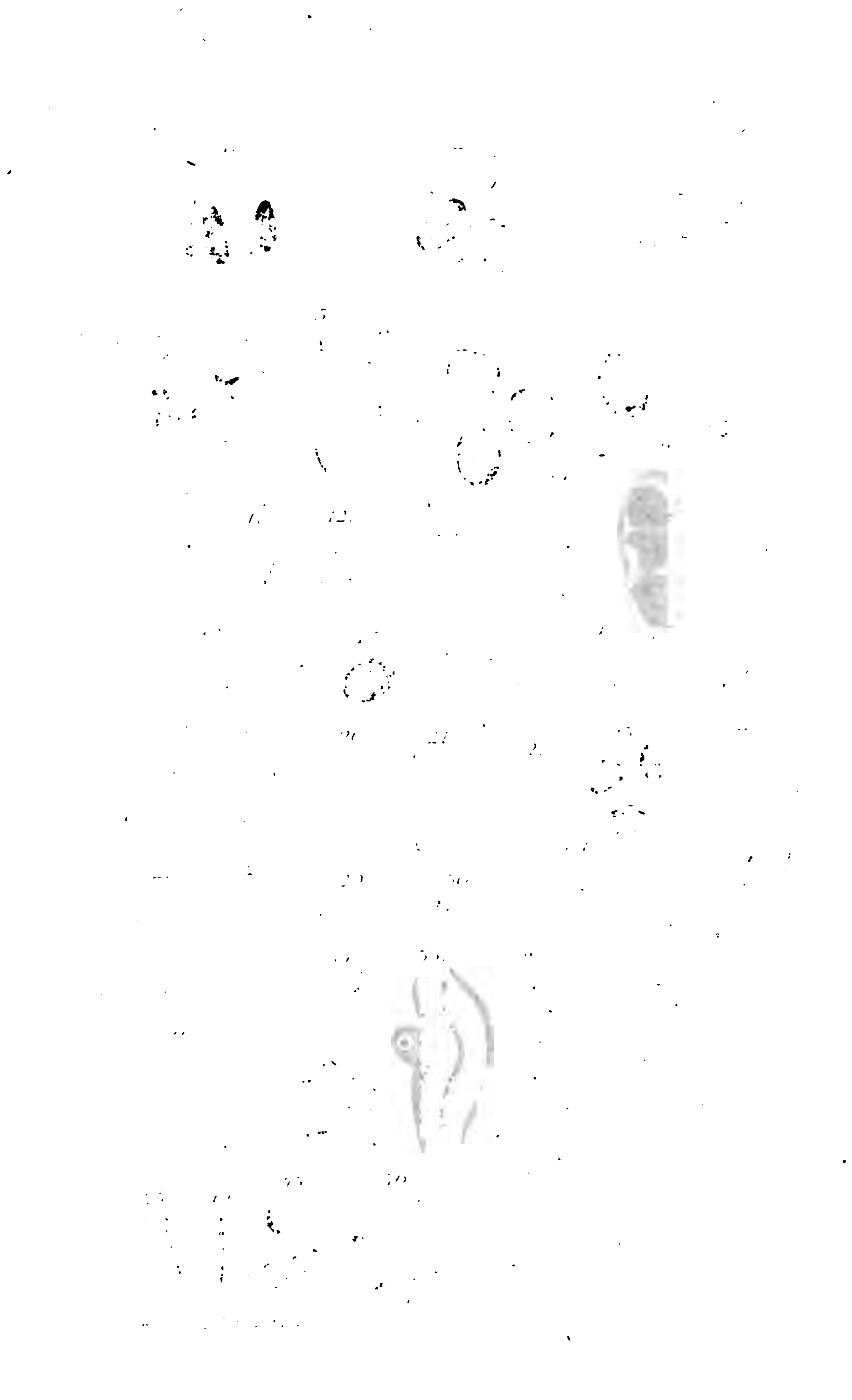
[illegible] M. [illegible]

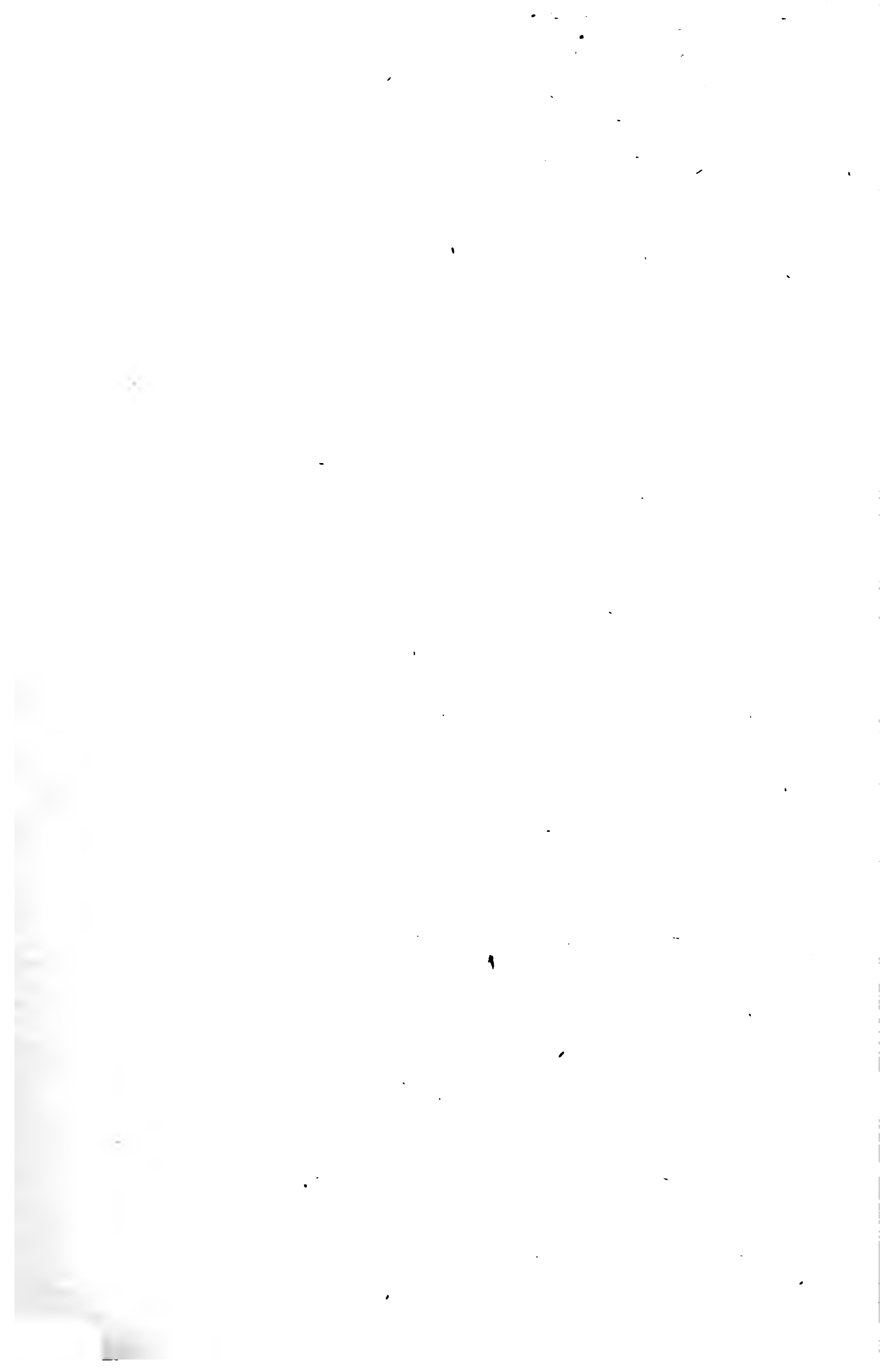
[illegible]

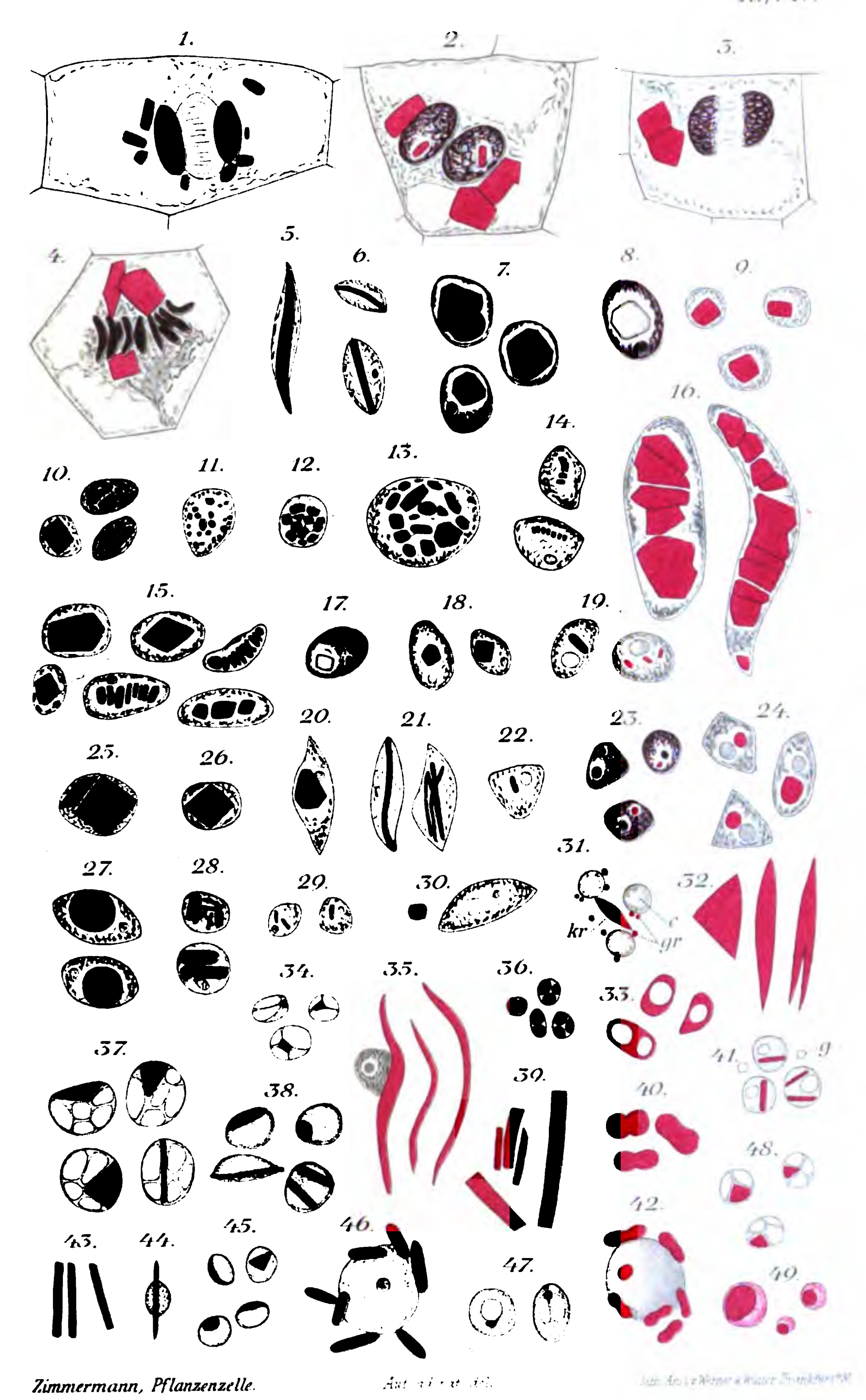


Zimmermann, Pflanzenzelle.









Zimmermann, Pflanzenzelle.



9.

Ueber die Elaioplasten.

Von

Dr. **A. Zimmermann.**

Von Wakker[1]) wurden bekanntlich bei Vanilla planifolia in der Epidermis junger Blätter und an verschiedenen anderen Orten eigenartige stark lichtbrechende Körper aufgefunden, für die dieser Autor den Namen Elaioplasten eingeführt hat, weil dieselben sich aus einer plasmatischen Grundmasse und einer dieser eingelagerten fettartigen Substanz zusammensetzen. Bei Gelegenheit einer anderen Untersuchung fand ich nun im Perianth von Funkia coerulea ganz gleichartig aussehende Körper; die Reaktionen derselben konnten auch keinen Zweifel darüber bestehen lassen, dass diese Gebilde mit den Elaioplasten von Vanilla planifolia identisch waren. Ich habe sodann zunächst in den einzelnen Organen verschiedener Funkia spec. die Verbreitung der Elaioplasten festgestellt und darauf noch eine Anzahl nahe verwandter Gattungen und schliesslich noch einige Vertreter aus den meisten Monocotylen-Familien auf Elaioplasten untersucht. Das Resultat dieser Untersuchungen war nun, dass zwar noch bei einigen weiteren Gattungen Elaioplasten konstant vorkommen, dass ihre Verbreitung aber doch nur eine beschränkte ist. Ich fand dieselben bisher nur noch bei 3 Liliaceengattungen, bei 1 Amaryllidee und 1 weiteren Orchidee. Da jedoch die Elaioplasten bisher nur bei

1) Cf. Pringsheim's Jahrbücher f. w. Bot. Bd. 19. p. 475.

einer einzigen, noch dazu nicht immer für jedermann leicht erreichbaren Pflanze beobachtet waren, dürfte die folgende Mitteilung nicht ganz überflüssig sein, obwohl ich bezüglich der morphologischen Eigenschaften der Elaioplasten den Angaben Wakker's nur wenig hinzuzufügen vermag.

1. Morphologische Eigenschaften und Reaktionen der Elaioplasten.

Betrachten wir nun die Elaioplasten zunächst innerhalb der lebenden Zelle, was natürlich am zweckmässigsten unter Benutzung einer verdünnten Zucker- oder Salzlösung als Einschlussflüssigkeit geschehen kann, so erscheinen dieselben als stark lichtbrechende häufig etwas gelblich erscheinende Körper mit feinkörniger Struktur. Sie haben so mit dem Zellkerne zwar eine gewisse Aehnlichkeit, lassen sich von diesem aber doch infolge ihrer starken Lichtbrechung relativ leicht unterscheiden.

Ihrer Gestalt nach sind sie meistens ganz oder wenigstens nahezu kugelförmig; häufig sind sie aber auch mehr oder weniger gelappt oder gar traubenartig, wie z. B. bei Ornithogalum (cf. Fig. 2, II, p. 194). In einigen Fällen fand ich auch sehr unregelmässige an Myxomyceten-Plasmodien erinnernde Formen, so namentlich in der subepidermalen Schicht der Fruchtknotenwandung der Funkia spec. (Fig. 1, III—VI).

Von diesen Gebilden findet sich nun in den meisten Fällen nur eines innerhalb jeder Zelle, nur bei Ornithogalum fand ich fast in allen Zellen eine grosse Anzahl von Elaioplasten, die dann von ziemlich verschiedener Grösse waren, meist war eines erheblich grösser als alle übrigen (cf. Fig. 2, I, p. 194).

Bezüglich der feineren Struktur der Elaioplasten sei hervorgehoben, dass man in der lebenden Zelle an ihnen eine ganz feine Granulierung beobachtet, die mir nach dem, was ich mit Hilfe der schärfsten Objektive zu beobachten vermochte, auf der Einlagerung kleiner, stärker lichtbrechender Kugeln zu beruhen scheint. Fast konstant beobachtet man aber ferner, dass

das Zentrum der kugeligen Elaioplasten weniger stark lichtbrechend ist (cf. Fig. 1, I). Bei grösseren und namentlich bei den unregelmässig gelappten Körpern fand ich auch wohl häufig mehrere solcher wenig lichtbrechender Partien im Innern derselben (cf. Fig. 1, VI und 2, I u. II p. 194), und es hat ganz den Anschein, als wenn dieselben eine Anzahl von Vacuolen einschlössen. Wahrscheinlicher ist es jedoch wohl, dass dieser optische Effekt auf dem Fehlen von fettartigen Einlagerungen an jenen Stellen beruht; Beweise für diese Annahme vermag ich allerdings nicht beizubringen.

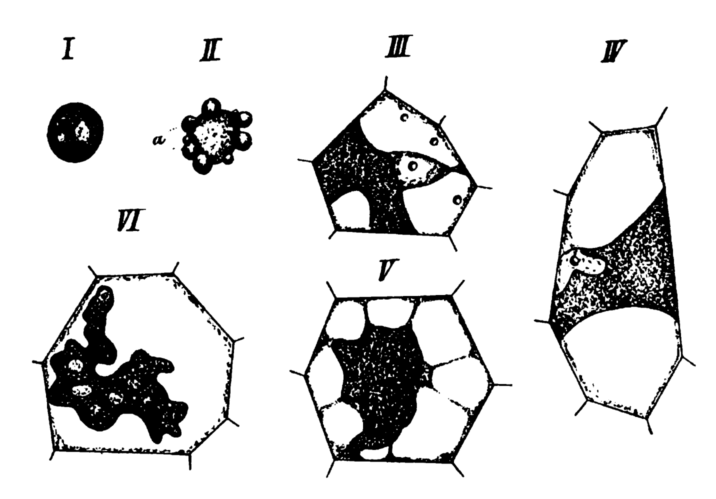


Fig. 1. I. Elaioplast aus der Aussenepidermis des Perianths einer Knospe von Funkia lancifolia. II. Id. nach dem Erhitzen in Wasser, a Oeltropfen. III—V. Epidermiszellen von der Fruchtknotenwandung von Funkia coerulea. VI. Subepidermale Zellen aus der Wandung einer nahezu reifen Frucht von Funkia Sieboldiana. (Fig. I—V. Zeiss. Apochrom. hom. Imm. 2mm Oc. 4; Fig. VI. Ap. 4mm Oc. 4.)

In der lebenden Zelle liegen die Elaioplasten stets im Cytoplasma. Für Vanilla wurde dieses schon von Wakker (I) nachgewiesen. Mit Hilfe der von diesem Autor benutzten eosinhaltigen 10% Salpeterlösung, die in vielen Fällen anomale Plasmolyse bewirkte, konnte ich mich jedoch bei Schnitten durch das Perianth von Funkia coerulea ebenfalls mit Sicherheit davon überzeugen, dass die Elaioplasten im Plasmakörper enthalten sind. Sie liegen hier in den meisten Fällen in der Nähe des Zellkernes,

nicht allzu selten aber auch relativ weit von demselben entfernt. Bei einem in 0,2 Aequivalent Rohrzucker befindlichen Schnitte von dem Perianth von Funkia lancifolia konnte ich auch beobachten, dass die Elaioplasten zum Teil ziemlich intensive Bewegungen innerhalb der betreffenden Zellen ausführten. Dieselbe geschah teils ruckweise vor und zurück, teils auch auf grössere Strecken in gleicher Richtung. Häufig beobachtete ich auch eine rotierende Bewegung der Elaioplasten.

Was nun die chemischen Eigenschaften der von mir aufgefundenen Elaioplasten anlangt, so stimmen dieselben im allgemeinen mit den von Wakker an den Elaioplasten von Vanilla gemachten Beobachtungen überein. Ich kann mich hier also im wesentlichen darauf beschränken, die wichtigsten Reaktionen kurz zu besprechen. Die folgenden Angaben beziehen sich in erster Linie auf die Elaioplasten aus dem Perianth von Funkia coerulea. Die in anderen Pflanzen und Pflanzenteilen enthaltenen Elaioplasten zeigten mir aber in allen untersuchten Fällen die gleichen Reaktionen.

Zunächst sei nun hervorgehoben, dass die Trennung der plasmatischen Grundmasse, die auch hier als Stroma bezeichnet werden mag, von den fettartigen Einlagerungen wohl am einfachsten durch Erhitzen ausgeführt werden kann. Es genügt, einen geeigneten Schnitt einfach auf dem Objektträger in einem Wassertropfen oder in verdünnter Zuckerlösung gelinde zu erhitzen, um das Austreten von Oeltropfen aus den Elaioplasten zu veranlassen, während das Stroma bedeutend an Lichtbrechung verliert und sich auch meist auf ein geringeres Volum zusammenzieht (cf. Fig. 1, II, p. 187). Bei stärkerem Erwärmen nimmt die Schrumpfung des Stromas immer mehr zu; doch konnte ich dasselbe, im Gegensatz zu Wakker (l. c. p. 479) auch an Schnitten, die auf dem Objektträger gekocht waren, noch deutlich erkennen. Derartige Schnitte sind natürlich auch zur Feststellung der chemischen Eigenschaften der verschiedenen Bestandteile der Elaioplasten sehr geeignet.

Bezüglich der in den Elaioplasten enthaltenen ölartigen Substanz kann ich nun zunächst die Angabe von Wakker bestätigen, dass dieselbe durch Osmiumsäure intensiv braun bis schwarz gefärbt wird. Lässt man die Säure auf die unversehrte Zelle einwirken, so erscheint die Gesamtmasse der Elaioplasten nach kurzer Zeit dunkelbraun gefärbt, und es kann somit die Osmiumsäure sehr wohl zum Nachweis der Elaioplasten und namentlich zur sicheren Unterscheidung zwischen ihnen und den Zellkernen benutzt werden. Da nun übrigens die Schwärzung durch Osmiumsäure auch sehr wohl auf der Anwesenheit gerbstoffartiger Körper beruhen könnte, so habe ich auch eine Anzahl Gerbstoffreaktionen mit den Elaioplasten ausgeführt. Dieselben blieben aber sowohl in der Moll-Klercker'schen alkoholischen Kupferacetat-Lösung als auch in dem Kaliumbichronat ganz farblos, und es kann somit darüber kein Zweifel bestehen, dass die Elaioplasten vollständig gerbstofffrei sind.

Alkannin, das man zweckmässig in Form einer Lösung in 50% Alkohol anwendet, da in absolutem Alkohol eine allmähliche Lösung des Fettes eintreten würde, färbt sowohl die unverletzten Elaioplasten als auch die ausgetretenen Oeltropfen intensiv rot.

Weniger scharfe Färbungen der Elaioplasten erhielt ich mit der von mir zur Färbung der verkorkten Membranen vorgeschlagenen Lösung von Cyanin in Glyzerin und Alkohol [1]). Nach Wakker (l. c. p. 479) gelingt diese Färbung am besten, wenn man die mit wässeriger Pikrinsäure fixierten Präparate einige Zeit in einer mit viel Wasser versetzten alkoholischen Cyaninlösung verweilen lässt.

Eau de Javelle bewirkt Verquellung und Lösung der Elaioplasten. — Eisessig bewirkt das Hervortreten von Tropfen aus den Elaioplasten, aber auch nach längerer Einwirkung keine Lösung.

Durch Chloralhydrat wird das Stroma der Elaioplasten nach kurzer Zeit vollständig aufgelöst; die Oeltropfen quellen in demselben und fliessen zu grösseren Tropfen zusammen.

1) Cf. Zeitschr. f. w. Mikroskopie 1892, Bd. IX, p. 66.

Nach Wakker (l. c. p. 477) ist bei Vanilla das in den Elaioplasten enthaltene Oel in Kalilauge bei gewöhnlicher Temperatur löslich. Ich fand jedoch, dass bei Funkia in einem Gemisch gleicher Gewichtsteile von Kalihydroxyd und Wasser selbst nach 14stündiger Einwirkung die Oeltropfen noch nicht gelöst waren. Ich lasse es dahingestellt, ob das entgegengesetzte Resultat von Wakker durch eine abweichende Konzentration der benutzten Kalilauge, über die der genannte Autor keine Angabe macht, herbeigeführt wurde, oder ob sich in dieser Beziehung die verschiedenen Pflanzen ungleich verhalten. Das Stroma der Elaioplasten bleibt in der oben genannten Kalilauge ebenfalls erhalten.

In Alkohol wird das Oel aus den Elaioplasten herausgelöst, während das Stroma derselben fixiert wird. Dasselbe erscheint dann aber natürlich viel weniger stark lichtbrechend und wird auch durch Osmiumsäure nicht mehr gebräunt. Ebenso wie durch Alkohol wird das Stroma der Elaioplasten übrigens auch durch die oben erwähnten Gerbstoffreagentien (Kupferacetat und Kaliumbichronat) fixiert.

Durch Jodjodkaliumlösung werden die Elaioplasten intensiv braun gefärbt; erhitzt man dieselben dann, so treten aus den Elaioplasten farblose Oeltropfen hervor, es wird also offenbar durch das Jod nur das Stroma gefärbt.

Salpetersäure färbt das Stroma beim Erwärmen schwach gelb, nach Zusatz von Ammoniak wird die Färbung intensiver.

Millon's Reagenz färbt das Stroma deutlich rot.

Nach diesen Reaktionen kann es somit als zweifellos gelten, dass von Wakker mit Recht ein proteïnartiges Stroma und aus fettartiger Substanz bestehende Einlagerungen in den Elaioplasten angenommen werden. Weitere Aufschlüsse über die chemische Natur der beiden Substanzen scheint mir der gegenwärtige Stand der Mikrochemie nicht zu gestatten.

Was nun die Funktion der Elaioplasten anlangt, so vermag ich hierüber irgendwelche zuverlässige Angaben nicht zu machen. Erwähnen will ich jedoch an dieser Stelle, dass sich

mir bei meinen Untersuchungen immer wieder der Gedanke aufdrängte, dass wir es in den Elaioplasten mit einem parasitischen Pilze zu thun haben möchten. Die äussere Aehnlichkeit der Elaioplasten mit einem pilzlichen Organismus ist in vielen Fällen eine sehr frappante (cf. namentlich Fig. 1, VI, p. 187) und die letzte Zeit hat ja in dieser Beziehung zu so überraschenden Ergebnissen geführt, dass a priori die Möglichkeit eines derartigen Parasitismus, der vielleicht auch als Symbiose aufgefasst werden könnte, nicht bestritten werden kann. Da es mir jedoch bisher nicht gelang, irgendwelche Fruktifikationen oder pilzartige Entwicklungsphasen an den Elaioplasten zu beobachten und die Verbreitung und die Art des Vorkommens derselben doch sehr gegen die pilzliche Natur spricht, scheint es mir doch zur Zeit geboten, die Elaioplasten als ein normales Organ der betreffenden Zellen zu betrachten.

2. Verbreitung der Elaioplasten.

Bei den Untersuchungen über die Verbreitung der Elaioplasten habe ich mich mit bestem Erfolg der Osmiumsäure bedient, die, wie bereits bemerkt wurde, fast momentan eine intensive Bräunung der genannten Körper bewirkt. Es war so ein Uebersehen der Elaioplasten ausgeschlossen. Zeigten mir aber die mit Osmiumsäure behandelten Schnitte dunkelgefärbte Inhaltskörper, so mussten dieselben natürlich noch näher geprüft werden, es lag ja namentlich eine Verwechslung mit Gerbstoffblasen oder dergl. sehr nahe.

Es sollen nun im folgenden zunächst diejenigen Pflanzen besprochen werden, in denen ich Elaioplasten auffinden konnte. Zum Schluss gebe ich dann noch ein Verzeichnis derjenigen Pflanzen und Pflanzenteile, in denen ich vergeblich nach ihnen gesucht habe.

Funkia lancifolia.

Von den verschiedenen Teilen der Blüte ist zunächst das

Perianthium durch den Besitz eines meist rundlichen Elaioplasten in jeder Epidermiszelle sowie in den parenchymatischen Mesophyllzellen ausgezeichnet (cf. Fig. 1, I, p. 187). Dieselben sind in der Epidermis am grössten und zeigten hier schon in einer 3 mm langen Knospe einen Durchmesser bis zu 10 μ.

Bei den Fruchtknoten sind die grössten Elaioplasten in der Epidermis der Aussenwandung zu finden; etwas kleinere fand ich aber auch in den darunter liegenden Parenchymzellen. Es gilt dies sowohl von einer erst 3 mm langen Knospe, als auch von einer bereits völlig entfalteten Blüte. Der Durchmesser betrug in der ersteren bis zu 10 μ.

Die Deckblätter, die Blütenstiele und der Blütenschaft enthielten ebenfalls in der Epidermis Elaioplasten, letztere beiden auch in den subepidermalen Schichten. Der Durchmesser derselben betrug in dem zu der obenerwähnten Knospe gehörigen Deckblatte und dem Stiele einer bereits verwelkten Blüte bis zu 10 μ, im Blütenschaft bis zu 7 μ, und zwar verhielten sich hier die Basis und das obere Ende nicht merklich verschieden.

Im Blatt fehlten Elaioplasten gänzlich; nur an der Basis des Stieles eines noch relativ jungen, aber doch schon ausgewachsenen Blattes konnte ich in der Epidermis bis zu 5 μ grosse Elaioplasten auffinden.

Im Rhizom fand ich im peripherischen Parenchym in jeder Zelle einen grossen meist rundlichen Elaioplasten, dessen Durchmesser bis zu 20 μ betrug. Ebenso fand ich auch innerhalb der Deckschuppen der Seitenknospen in jeder Zelle des Mesophylls und der Epidermis einen rundlichen Elaioplasten.

In der Wurzel ist ebenfalls das Rindenparenchym durch den Besitz von Elaioplasten ausgezeichnet. Der Durchmesser derselben betrug an der Basis einer circa 7 cm langen Wurzel bis zu 20 μ, in den 1—3 cm weit von der Spitze entfernten Teilen wurden dagegen nur noch ca. 7 μ grosse Elaioplasten beobachtet. In grösserer Nähe der Spitzen wurden noch vereinzelt kleinere Elaio-

plasten beobachtet, in dem Scheitelmeristem selbst konnte ich dagegen keine derartigen Körper mehr nachweisen.

Funkia coerulea.

1. Blüte. Das Perianthium enthielt in der Epidermis sowohl in Knospen als auch kurz vor dem Verwelken kugelige oder auch etwas gelappte Elaioplasten. Dieselben sind am grössten in der nach aussen gerichteten Epidermis, bei einer kurz vor der Entfaltung stehenden Blüte betrug hier der Durchmesser 10—17 μ, während er in der Epidermis der Innenseite nur 5—7 μ ausmachte. Ungefähr ebenso grosse Elaioplasten fand ich in der Aussenepidermis eines nahezu verwelkten Perigons.

Sehr grosse und unregelmässig gestaltete Elaioplasten fand ich in der Epidermis der Fruchtknotenwandung. Dieselben sind hier häufig sehr unregelmässig gelappt, sie durchsetzen nicht selten das ganze Innere der Zelle und hüllen den Zellkern häufig fast ganz ein (cf. Fig. 1, III—V p. 187). Ich bemerke übrigens ausdrücklich, dass ich diese eigenartig gestalteten Elaioplasten sowohl in Osmiumsäure-Präparaten als auch in lebenden Zellen beobachtet habe. In den inneren Parenchymschichten der Fruchtknotenwandung fand ich vereinzelt kleine rundliche Elaioplasten.

Im Blatt konnten keine Elaioplasten nachgewiesen werden.

Funkia Sieboldiana.

In der noch grünen Wandung einer 3 cm langen Frucht fand ich in der Epidermis grosse rundliche Elaioplasten. Noch grösser waren sie in der subepidermalen Schicht und zeigten hier die verschiedenartigsten meist stark gelappten Gestalten (cf. Fig. 1, VI, p. 187). In dem darunter gelegenen chlorophyllhaltigen Parenchym fand ich rundliche Elaioplasten, die häufig zu 2 in einer Zelle lagen.

Innerhalb des zugehörigen Blütenschaftes fand ich in dem subepidermalen Parenchym vereinzelt kleine rundliche Elaioplasten.

Im Blatt fehlten sie auch hier, ebenso bei Funkia alba.

Dracaena sp.

Bei Untersuchung einer nahezu geöffneten *Blüte* fand ich im *Perianth* in fast jeder Epidermis- und Mesophyllzelle einen grossen bald rundlichen, bald mehr gelappten Elaioplasten. In der *Fruchtknotenwandung* enthielten ebenfalls die Epidermis und die darunter gelegenen Parenchymzellen zum Teil sehr grosse rundliche Elaioplasten. In den Pollenkörnern waren nur einzelne Oeltropfen sichtbar.

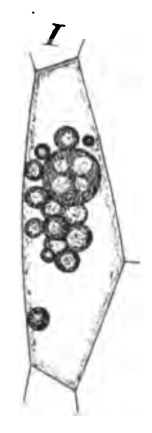
In einem nach dem Verblühen untersuchten Fruchtknoten betrug der Durchmesser der rundlichen Elaioplasten 8—10 μ.

Im *Blatt* wurden keine Elaioplasten beobachtet.

Ornithogalum scilloides.

Ornithogalum ist, wie bereits bemerkt wurde, dadurch ausgezeichnet, dass es meist mehrere Elaioplasten in jeder einzelnen Zelle enthält. Häufig sind dieselben sehr verschieden gross und zwar ist meist eins derselben durch viel bedeutendere Grösse den übrigen gegenüber ausgezeichnet (cf. Fig. 2, I).

Sehr grosse Elaioplasten fand ich nun zunächst wieder innerhalb des *Perianths*. In einer Knospe betrug der Durchmesser des grossen Elaioplasten in der Epidermis der Aussenseite bis zu 30 μ, der der kleineren 7—10 μ. In der Epidermis der Innenseite fanden sich meist 7—14 μ grosse Elaioplasten in jeder Zelle, gewöhnlich in Einzahl. Zur Blütezeit waren in der nach der Innenseite zu gelegenen Epidermis die Elaioplasten ganz verschwunden, während sie in der Epidermis der Aussenseite noch eine bedeutende Grösse hatten.





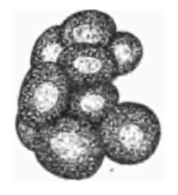


Fig. 2. I. Epidermiszelle von der Aussenseite des Perianths einer Knospe von Ornithogalum scilloides (Ap. 4. mm Oc. 4). II. Elaioplast aus der Epidermis der Fruchtknotenwandung einer entfalteten Blüte von Ornithogalum scilloides. (Ap. hom. Imm. 2 mm Oc. 4).

Bei einer annähernd ausgewachsenen, aber noch vollkommen grünen Frucht fand ich in der Aussenepidermis in jeder Zelle eine Anzahl Elaioplasten, meist ein grösseres mit einem Durchmesser von bis zu 20 μ und einige kleinere, deren Durchmesser 5—10 μ betrug. Im Fruchtknoten der Blüte fand ich an dem gleichen Orte häufig traubenförmig gestaltete Elaioplasten. Ebenso verhielt sich auch der Fruchtknoten einer untersuchten Knospe.

Im Blatt, den Zwiebelschuppen, dem Zwiebelkuchen und der Wurzel konnte ich keine Elaioplasten nachweisen.

Agave americana.

In einem ganz jungen Blatte fand ich in jeder Mesophyllzelle einen kugeligen Elaioplasten, während dieselben in ausgewachsenen Blättern vergeblich gesucht wurden.

Aeltere Wurzelteile enthielten in den äussersten Zellschichten der Rinde einen Elaioplasten in jeder Zelle, der annähernd kugelig war und einen Durchmesser von 7—10 μ besass.

Agave mitis.

Ein bald nach dem Abfallen des Perianths untersuchter Fruchtknoten enthielt in allen Parenchymzellen der Wandung einen rundlichen Elaioplasten mit dem Durchmesser von 7—10 μ. Stellenweise wurden auch in der Epidermis Elaioplasten beobachtet, die Grösse derselben betrug hier ca. 4 μ.

Im Fruchtstiel enthielten die meisten Parenchymzellen grosse, zum Teil gelappte Elaioplasten, deren Durchmesser bis 25 μ betrug.

Im ausgewachsenen Blatte wurden keine Elaioplasten beobachtet.

Oncidium suave.

In der Wurzel fand ich etwa 6 mm von der Spitze entfernt in den Rindenzellen rundliche Elaioplasten, deren Durchmesser bis zu 24 μ betrug, nach der Spitze zu nahm die Grösse

derselben ab; ebenso waren sie in älteren Wurzelteilen, so z. B. in einer Entfernung von 15 mm von der Spitze, nicht mehr nachweisbar.

Im Blatt und in den Knollen fehlten Elaioplasten ganz.

Von denjenigen Pflanzen, bei denen ich vergeblich nach Elaioplasten gesucht habe, mögen nun die Namen und die untersuchten Organe kurz angeführt werden.

Hydrocharideae. Hydrocharis morsus ranae Fr. W. [1]); Stratiotes aloides B. W. u. Knospenschuppen der Winterknospen.

Orchideae. Cypripedilum barbatum. P. Fr. Stanhopea eburnea. P. Fr.; Vanda furva B. W.

Zingiberaceae. Canna indica P. Fr.; Globba bulbifera. P. Fr. u. Bulbillen; Maranta undulata. P. u. Blütenstiel.

Bromeliaceae. Dyckia remotifolia. P. u. Fr.; Pitcairnea lepidota. Fr.

Irideae. Gladiolus gandavensis P. u. Fr.; Iris Güldenstädtii. Fr.

Amaryllideae. Hypoxis optusa P. u. Fr.; Pancratium maritimum, P. u. Fr.; Zephyranthes candida, P. u. Fr.

Liliaceae. Agapanthus umbellatus. P. u. Fr.; Allium Porrum. P. u. Fr.; Allium sativum. Zwiebeln aus dem Blütenstande; Aloë latifolia. P. u. Fr.; Asparagus tenuifolius. Fr.; Aspidistra elatior W.; Bowiea volubilis. P. u. Fr.; Chlorophytum Sternbergianum. B., Fr., P. u. W.; Hemerocallis fulva. P. u. B.; Majanthemum bifolium. Fr.; Phormium tenax. B.; Polygonatum bracteatum. Fr.; Rohdea japonica. Fr. u. B.; Smilacina racemosa. Fr.; Uropetalum serotinum. Fr.; Veratrum nigrum. Fr.

Pontederiaceae. Pontederia azurea. W. u. junges B.; Pontederia tricolor. Fr. u. B.

---

1) In dieser Aufzählung bedeutet Fr. = Fruchtknoten, der meist in verschiedenen Stadien untersucht wurde, P. = Perigon, W. = Wurzel, von der meist die Spitze und die älteren Teile untersucht wurden, B. = Blatt.

Commelinaceae. Commelina coelestis. Fr.; Dichorisandra undata. F. u. P.; Tradescantia Virginica. Fr.

Palmae. Phoenix reclinata. W.

Typhaceae. Typha angustifolia. Junges B.

Aroideae. Anthurium ramosum. Fr.; Anthurium Scherzerianum. Fr.; Atherurus ternatus. Fr.; Calla aethiopica. Junges B. u. W.

Lemnaceae. Lemna trisulca. B. u. W.

Alismaceae. Alisma plantago. P., B. u. Fr. Sagittaria sagittaefolia. P., Fr. u. Stammspitze.

Cyperaceae, Cyperus esculentus. Fr.

Gramineae. Zea Mays. Fr.

10.

Zur Wachstumsmechanik der Zellmembran.

Von

Dr. A. Zimmermann.

Nach den zur Zeit vorliegenden Untersuchungen kann darüber kein Zweifel bestehen, dass das Flächenwachstum der Zellmembranen nicht einfach als mechanische Turgordehnung aufgefasst werden kann, dass vielmehr der lebende Plasmakörper eine wichtige Rolle bei demselben spielt. Abgesehen von den bereits früher angeführten Argumenten [1]), geht dies namentlich mit schlagender Evidenz aus den neueren Beobachtungen von Pfeffer (I, 241) hervor, in denen mit der Sauerstoffentziehung eine sofortige Sistierung des Wachstums eintrat, obwohl die Dehnbarkeit der Zellmembranen und die Turgorgrösse hierdurch jedenfalls nicht merklich geändert wurde.

Bezüglich der Beteiligung des Plasmakörpers an dem Flächenwachstum sind nun aber wohl nur zwei Möglichkeiten vorhanden: entweder wird durch denselben in irgend einer Weise die Plastizität der Zellmembran verändert, oder die Aktivität des Plasmakörpers ist die notwendige Vorbedingung für das Zustandekommen des Intussusceptionswachstums [2]).

---

1) cf. Zimmermann I, 170.

2) Eine dritte von Pfeffer (I, 218) hervorgehobene Möglichkeit, dass nämlich der Plasmakörper eine Veränderung der Quellungsfähigkeit bewirkte, das Flächenwachstum somit nur in einer Einlagerung von Wasser bestände, kann hier wohl un-

Im ersten Falle würde offenbar die Turgorkraft die zum Wachstum nötige Energie liefern und das Flächenwachstum der Membran als passive Turgordehnung aufzufassen sein. Ob nun aber ein solches Membranwachstum in Wirklichkeit vorkommt, muss zweifelhaft erscheinen; eine allgemeine Verbreitung kann dasselbe jedenfalls nicht besitzen [1]).

Dahingegen sprechen alle zur Zeit vorliegenden Beobachtungen dafür, dass das Flächenwachstum der Membran durch Intussusception, durch Einlagerung fester Teilchen, stattfindet, und es ist sehr wohl möglich, dass dieses Intussusceptionswachstum in der Weise durch den Turgor begünstigt wird, dass derselbe die Einlagerung in irgend welcher Weise erleichtert, dass dieselbe ausschliesslich oder wenigstens vorwiegend in der Richtung des geringsten Widerstandes oder der stärksten Dehnbarkeit stattfindet. Es würde also in diesem Falle das Wachstum natürlich keine einfache mechanische Dehnung darstellen, aber es würde dennoch der Turgor ein für das Zustandekommen des Wachstums notwendiger Faktor sein können, und es soll denn auch im folgenden der Kürze halber das unter der Mitwirkung des Turgors stattfindende Wachstum der Zellmembran als Turgor-Wachstum bezeichnet werden.

Auf der anderen Seite ist nun aber auch a priori die Möglichkeit nicht zu bestreiten, dass das Intussusceptionswachstum der Membranen ganz vom Turgor unabhängig sein könnte, dass wie neuerdings von Pfeffer (I, 218) ausführlich erörtert wurde, die zum Wachstum notwendige Energie ausschliesslich durch die bei dem Uebergange aus dem flüssigen in den festen Aggregatzustand entwickelten Kräfte geliefert würde. Wie die hohen Druckwirkungen, die auskrystallierende Körper zu entwickeln vermögen, zeigen, handelt es sich bei diesen molekularen Vorgängen um sehr bedeutende Kräfte, gegen die die Turgorkraft nur eine ge-

---

berücksichtigt bleiben, da ein solches Wachstum ja jedenfalls nur in Ausnahmefällen stattfinden könnte.

1) Cf. Zimmermann (I, 173).

ringe Grösse ausmacht. Man könnte somit schliessen, dass das Flächenwachstum der Membran überhaupt als ein rein aktives Intussusceptionswachstum aufzufassen sei, dass der Turgor für dasselbe ohne jede Bedeutung wäre.

Gegen eine solche Annahme lassen sich denn aber doch eine Anzahl von Beobachtungen anführen, die auf eine gewisse Beteiligung des Turgors beim Flächenwachstum der Zellmembran hinweisen [1]), und so wird denn auch wohl zur Zeit allgemein angenommen oder wenigstens als mehr oder weniger wahrscheinlich hingestellt, dass der Turgor einen für das Flächenwachstum der Membran notwendigen Faktor bildet [2]).

Als Beweis für ein lediglich aktives, vom Turgor gänzlich unabhängiges Flächenwachstum der Zellmembran wurde nun aber von verschiedenen Autoren die Entstehung der sogenannten Membranfalten angeführt, während dieselbe von anderer Seite auch mit der sogenannten Appositionstheorie in Einklang zu bringen versucht wurde. Um über die Berechtigung derartiger Deduktionen ein Urteil fällen zu können, muss man natürlich vor allem die Entstehungsweise der betreffenden Gebilde möglichst genau kennen. Da mir nun aber die diesbezüglichen in der Litteratur vorliegenden Angaben noch manche Lücke zu enthalten schienen und auch zum Teil mit einander im Widerspruch standen, so habe ich die Entstehung der sogenannten Membranfalten an einer Reihe von Beispielen eingehend untersucht.

Eng verknüpft mit den eigentlichen aus einer soliden Platte bestehenden Membranfalten sind nun aber diejenigen Einbuchtungen der Zellmembranen, welche zwischen sich einen Intercellularraum einschliessen und bei starker Ausbildung den betreffenden Zellen häufig eine sternförmige Gestalt erteilen, wie z. B. bei den Markzellen von Juncus. In die gleiche Kategorie gehören aber ferner auch die sogenannten Wellungen der Zellmembranen, die man namentlich an verschiedenen Epidermiszellen beobachten kann.

---

1) Vergl. Zimmermann, II, 203 und I, 167.

2) Vergl. z. B. Pfeffer, I, 219, 220 und 252.

Diese Zellen unterscheiden sich in ihrer Gestalt häufig nicht von den durch grosse Intercellularen eingebuchteten Zellen. Ein wesentlicher Unterschied besteht hier nur darin, dass bei diesen die nach aussen vorspringenden Partien der benachbarten Zellen an einander stossen, während bei den gewellten Membranen die einzelnen Zellen sich in der kompliziertesten Weise ineinanderschieben.

Da nun auch diese Bildungen von verschiedenen Autoren zur Begründung der von ihnen über die Wachstumsmechanik geäusserten Ansichten benutzt wurden, so habe ich sie ebenfalls mit in das Bereich meiner Untersuchungen gezogen und werde nun im folgenden zunächst die Entstehung der Intercellularen, und dann die Entwicklung der sogenannten Armpallisadenzellen und die der Epidermiszellen an einigen Beispielen besprechen. Uebrigens habe ich es mir in dieser Mitteilung durchaus nicht zur Aufgabe gemacht, eine monographische Bearbeitung der betreffenden entwicklungsgeschichtlichen Fragen zu geben. Vielmehr habe ich nur diejenigen Punkte spezieller untersucht, die mir für die Wachstumsmechanik der Zellmembran in Betracht zu kommen schienen, und ich will mich denn auch in dieser Mitteilung so viel wie möglich auf die Wiedergabe der mit dieser Frage in Beziehung stehenden Untersuchungsergebnisse beschränken.

Die vorliegende Litteratur ziehe ich vor, bei Gelegenheit der behandelten Objekte zu besprechen.

I. Die Entstehung der Intercellularräume.

Was zunächst die einschlägige Litteratur anlangt, so scheint mir in dieser Hinsicht in erster Linie die von Hofmeister (I) vertretene Ansicht über die Entstehungsweise der Intercellularräume erwähnenswert. Dieselbe wird von diesem Autor auf ungleiches Flächenwachstum der Membran zurückgeführt. Er sagt l. c. p. 263 wörtlich: »Die Zunahme der Flächenausdehnung setzt die bis dahin gemeinsame Mittellamelle in Spannung, sie spaltet sich in zwei oder mehrere Blätter; diese strecken sich, und es entsteht zwischen ihnen eine Lücke, ein Intercellularraum.« Ausserdem

erörtert er noch die Frage, ob die Intercellularräume nicht auch durch passive Dehnung von Seiten der umgebenden Gewebe entstehen könnten. Gegen eine solche Auffassung führt er aber an, »dass die meisten Intercellularräume enthaltenden Gewebe während und nach der Bildung dieser Räume sich in einem Zustand weit höheren Ausdehnungsstrebens befinden, als die sie umschliessenden, jener Räume entbehrenden Gewebemassen: so z. B. das noch saftreiche Mark jüngerer Zweige von Vitis vinifera u. a. gegenüber dem Holzcylinder, der Rinde, der Epidermis« (Hofmeister I, 264). Als schlagendes Beispiel für die Entstehung der Intercellulargänge durch gesteigertes Flächenwachstum der Membran führt er dann noch die Entstehung der Spaltöffnungen an.

Nach Berthold (I, 278) soll dagegen die Entstehung der Intercellularen in der Weise stattfinden, dass zuerst leistenförmige Verdickungen angelegt werden, die sich dann spalten, während die dazwischen liegenden Membranpartien sich vorstülpen. Indessen glaubt er doch nicht »dass die Ausbildung aller Intercellularräume auf die besprochene Mechanik zurückzuführen ist. Die schmalen dreieckigen Räume, wie sie so häufig im farblosen Parenchym der Rinde und des Markes auftreten, verdanken vielleicht ganz allein, neben den Wachstumsvorgängen, dem Abrundungsbestreben der betreffenden Zellen ihre Ausbildung«. Welcher Art nun die hier in Frage kommenden »Wachstumsvorgänge« sind, giebt Berthold leider nicht an; auch muss es, da jede weitere Ausführung obigen Satzes fehlt, zweifelhaft bleiben, auf welche mechanischen Ursachen er das »Abrundungsbestreben der betreffenden Zellen« zurückführt. Immerhin ist es wohl wahrscheinlich, dass Berthold hier in erster Linie an den Turgor gedacht hat. Klar ausgesprochen ist dies aber jedenfalls nicht.

Für die mechanische Erklärung der Entstehungsweise der Intercellulargänge scheint es mir nun zunächst wichtig, zwei Arten derselben zu unterscheiden, je nachdem die angrenzenden Zellen denselben eine konvexe oder konkave Krümmung zukehren. Die ersteren sind natürlich im allgemeinen die kleineren und finden

sich in den meisten parenchymatischen Geweben, während die letzteren z. B. im Schwammparenchym, in den Diaphragmen und der Blumenblattepidermis sehr verbreitet sind. Es mögen nun diese beiden Arten von Intercellulargängen gesondert besprochen werden.

A. Intercellulargänge mit konvexer Krümmung der angrenzenden Zellen.

Bezüglich dieser Intercellulargänge ist es wohl ohne weiteres einleuchtend, dass dieselben sehr wohl die Folge von Turgorwachstum sein können. Es lässt sich sogar leicht zeigen, dass dasselbe die Entstehung solcher Intercellulargänge verlangt. Offenbar sind ja bei einem intercellularraumfreien Gewebe in den Kanten die Spannungen der Zellmembranen am grössten und wirken an diesen Stellen auf eine Lösung des Zusammenhanges der an einander grenzenden Zellen hin. Wenn nicht die Festigkeit der Verbindung der einzelnen Zellen oder äussere Hindernisse im Wege ständen, würde ja — eine gleichartige und isotrope Beschaffenheit der Membranen in allen ihren Teilen vorausgesetzt — erst mit der Erreichung der Kugelgestalt ein Gleichgewichtszustand eintreten.

B. Die Intercellulargänge mit konkaver Krümmung der angrenzenden Zellen.

Die mechanische Erklärung der Entstehungsweise dieser Intercellulargänge macht weit grössere Schwierigkeiten, als die der vorigen Art. Hier kann natürlich nicht einfach das vom Turgorwachstum abhängige Abrundungsbestreben der Zellen die treibende Ursache sein. Dieses müsste ja gerade der Entstehung derartiger Intercellulargänge entgegenwirken. Durch eine eingehende Untersuchung einer Anzahl derartiger Fälle fand ich jedoch, dass dieselben ebenfalls mit der Turgor-Wachstumstheorie in Einklang gebracht werden können. Ich ziehe es jedoch vor, die hier in Frage kommenden Verhältnisse an der Hand der untersuchten Beispiele zu erörtern, und zwar beginne ich mit den Markzellen

von Juncus glaucus, da ich diese einerseits am eingehendsten untersucht habe und sie mir andererseits auch am geeignetsten zu genauen Messungen erscheinen. Sodann werde ich aber auch noch einige weitere Pflanzen besprechen, die mir immerhin gewisse Anhaltspunkte zur Beurteilung der Wachstumsmechanik zu liefern schienen.

Markzellen von Juncus glaucus.

Die Markzellen von Juncus glaucus besitzen bekanntlich auf dem Querschnitte eine sternförmige Gestalt und bestehen aus einem rundlichen Mittelstück, von den im allgemeinen 4—7 Arme ausgehen (cf. Fig. 4, III). Auf dem Längsschnitt zeigen diese Zellen ein sehr verschiedenes Aussehen. Namentlich am Rande des Markes besitzen sie auch hier langgestreckte Fortsätze (cf. Fig. 3, I), welche die einzige Verbindung zwischen den in ungleicher Höhe gelegenen Zellen darstellen. Diese Fortsätze verlaufen meist mehr oder weniger vertikal und stehen somit nahezu senkrecht auf den auf dem Querschnitt sichtbaren Fortsätzen, von deren Enden sie stets ausgehen. Auch frei endigende Fortsätze wurden gelegentlich beobachtet, diese waren stets sehr spitz ausgezogen und entstehen offenbar durch Lösung der Verbindung zwischen zwei zuvor zusammenhängenden Armen, die auch auf dickeren Schnitten meist beide sichtbar waren. Nach dem Zentrum des Markes zu werden diese Fortsätze übrigens immer kleiner (cf. Fig. 3, II), und in der Mitte stehen häufig auch die Mittelstücke der Markzellen mit einander in Verbindung (cf. Fig. 3, III).

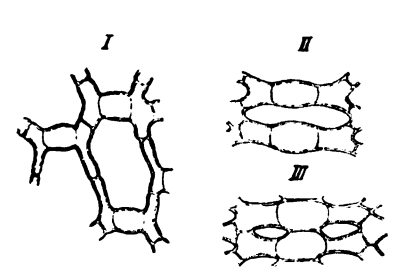


Fig. 3. Markzellen von Juncus glaucus von einem Längsschnitt durch den Stengel. I vom Rande, III. aus der Mitte des Markes.

Für die Feststellung der Entwicklungsgeschichte dieser Zellen schien es mir zunächst geboten, die Gestalt derselben in verschiedener Höhe des Stengels zu vergleichen. Es liess sich so ein

Urteil darüber gewinnen, ob es gestattet wäre, bei jugendlichen Stengeln die am Grunde derselben befindlichen meristematischen Zellen einfach den Jugendstadien der weiter nach oben zu gelegenen mehr oder weniger ausgewachsenen Zellen gleich zu setzen.

Es wurden also von einem ausgewachsenen 33 cm langen sterilen Stengel in verschiedener Höhe Querschnitte angefertigt und die Markzellen bei gleicher Vergrösserung gezeichnet. Die Vergleichung dieser Zeichnungen ergab, dass die Länge der Arme der sternförmigen Zellen zwar nach der Spitze zu bedeutend abnimmt, dass aber die Grösse des Mittelstückes derselben (absolut gerechnet!) ungefähr die gleiche bleibt. Uebrigens kommen in dieser Beziehung auf dem gleichen Querschnitte ziemlich beträchtliche Grössendifferenzen vor; dieselben finden sich aber auf allen Querschnitten in der gleichen Weise, und es ist somit gestattet, wenn man nur die Grösse der Mittelstücke der sternförmigen Zellen in Rechnung ziehen will, um wenige Zentimeter von einander entfernte Querschnitte einander vollkommen gleich zu setzen.

Zur Feststellung der Entwicklungsgeschichte wurden nun nach einigen orientierenden Beobachtungen von einem 7 cm langen Stengel von der Basis beginnend Querschnitte angefertigt und die Markzellen in den verschiedenen Stadien ebenfalls bei gleicher Vergrösserung gezeichnet. Es zeigte sich zunächst, dass die Ausbildung der Sternzellen sehr schnell erfolgt: die in Fig. 4, I u. II abgebildeten Zellen waren im Stengel höchstens 3 mm von einander entfernt, und es waren dieselben also, was die Mittelstücke anlangt, jedenfalls mit einander vergleichbar.

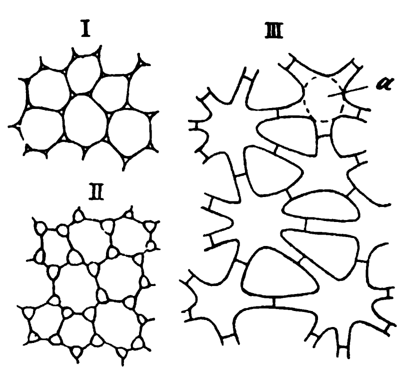


Fig. 4. Markzellen von Juncus glaucus in der Querschnittsansicht in verschiedenen Altersstadien bei gleicher Vergrösserung gezeichnet.

Um nun ferner die Frage zu entscheiden, ob das Wachstum dieser Zellen durch Einstülpung des Intercellularganges oder durch Ausstülpung der

Arme der sternförmigen Zellen oder, kürzer ausgedrückt, durch zentripetales oder zentrifugales Wachstum bewirkt werde, kam es darauf an, die absolute Grösse der noch rundlichen Zellen und die des Mittelstückes der sternförmigen Zellen in den verschiedenen Stadien mit einander zu vergleichen. Bei den grossen individuellen Schwankungen konnte es sich aber offenbar nur um eine Vergleichung von Mittelwerten handeln. Bei den noch rundlichen Zellen verfuhr ich nun in der Weise, dass ich auf der Zeichnung von einer grossen Anzahl Zellen den grössten und den kleinsten Durchmesser bestimmte und aus diesen Werten dann das Mittel nahm. In die sternförmigen Zellen zeichnete ich dagegen zuvor ellipsenartige Figuren hinein, die dieselben von innen berührten, im übrigen aber möglichst gross waren (wie in Fig. 4, III bei a). Von diesen Figuren wurde dann ebenfalls der grösste und der kleinste Durchmesser bestimmt und von diesen Werten dann das Mittel genommen.

Das Resultat einer derartigen Bestimmung war nun, dass bei den jüngsten Zellen als Mittel von 11 Bestimmungen der Durchmesser 8,0 mm[1]) betrug, in einem mittleren Stadium erhielt ich als Mittel aus 40 Bestimmungen 8,45, in dem ausgewachsenen Stadium als Mittel von 10 Bestimmungen ebenfalls 8,45. Die auffallende Uebereinstimmung in den letzten beiden Zellen kann natürlich nur als ein Zufall angesehen werden. Immerhin lässt sich aber aus diesen Messungen der Schluss ziehen, dass eine merkliche Verkleinerung des Mittelstückes der sternförmigen Zellen während ihrer Ausbildung jedenfalls nicht stattgefunden hat und dass somit die direkten Beobachtungen nicht gegen die Entstehung derselben durch Ausstülpung sprechen. Im Gegenteil machen dieselben ein ausschliesslich zentrifugales Wachstum der Wände zum mindesten wahrscheinlich; denn wenn auch die Möglichkeit von einem Hereinwachsen der Intercellularen in die betreffenden

1) Die Grössenangaben beziehen sich auf die betreffenden Zeichnungen. Da es sich hier ja nur um relative Werte handelt, schien es überflüssig, dieselben auf die wirklichen Grössen der betreffenden Objekte umzurechnen.

Zellen nicht ganz von der Hand zu weisen ist, so würde dieselbe doch die ganz unwahrscheinliche Annahme notwendig machen, dass mit dieser Einstülpung stets ein entsprechendes Wachstum der betreffenden Zellen Hand in Hand gänge, so dass das Mittelstück derselben immer ungefähr gleich gross bleibt. Ferner ist übrigens auch gar nicht einzusehen, was bei einem solchen Wachstum durch Einstülpung aus den — am aufrecht stehenden Stengel gedacht — horizontal stehenden Wänden der Markzellen werden sollte; die Fläche derselben müsste sich ja verringern oder es müssten Teile derselben auf die Arme übertreten. Nach allem scheint es mir somit nicht nur möglich, sondern zum mindesten sehr wahrscheinlich, dass die Markzellen von Juncus glaucus durch Ausstülpung der vorstehenden Partien entstehen.

Bevor ich jedoch auf die theoretische Verwertung dieser Beobachtungsergebnisse eingehe, möchte ich noch besonders hervorheben, dass ich von der Bildung und nachherigen Spaltung leistenförmiger Verdickungen, die Berthold (I, 279) speziell auch für das Mark der Juncaceen annimmt, bei Juncus glaucus nichts beobachten konnte und dass die von dem genannten Autor gegebene Erklärungsweise für unsern Fall jedenfalls nicht zutrifft.

Nehmen wir nun aber an, dass die Markzellen von Juncus lediglich durch Ausstülpung der vorragenden Partien wachsen und untersuchen, ob das Wachstum derselben dann nach der Turgor-Wachstums-Theorie mechanisch erklärbar ist! Denken wir uns zunächst einmal die Markzellen isoliert, so würde diese Wachstumsweise leicht erklärlich sein. Wir hätten es dann hier offenbar nur mit einer verschiedenartigen Wachstumsintensität zu thun, ähnlich wie z. B. bei Micrasterias oder einer anderen ähnlich gestalteten Desmidiacee, wo ja auch das Wachstum auf ganz bestimmte Partien lokalisiert ist. Eine mechanische Erklärung für diese Wachstumsverschiedenheiten lässt sich allerdings in dem einen Falle ebenso wenig geben, wie in dem anderen. Als feststehend kann wohl zur Zeit nur so viel gelten, dass der Plasmakörper

hier irgendwie eingreift, mag er nun durch die Erhöhung der Dehnbarkeit die Einlagerung an bestimmten Stellen erleichtern, oder direkt, etwa durch verschieden starke Ausscheidung, das Intussusceptionswachstum beeinflussen.

Ebenso wie die isoliert gedachten Zellen können wir uns nun aber auch die im Gewebeverbande stehenden Markzellen durch lokalisiertes Turgorwachstum zu Stande gekommen denken, vorausgesetzt, dass nicht die umliegenden Gewebe dem Wachstum derselben ein Hindernis in den Weg setzen oder umgekehrt durch Dehnung fördernd auf dasselbe einwirken. In unserem Falle kann nun wohl nur der letztere Fall in Frage kommen, und es mag von vorn herein wohl sehr plausibel erscheinen, die eigenartige Wachstumsweise der sternförmigen Zellen lediglich als eine Folge passiver Dehnung aufzufassen. Bei der Grösse der hier in Frage kommenden Flächenzunahme kann nun aber natürlich von einer einfachen mechanischen Dehnung nicht die Rede sein, vielmehr müssen wir jedenfalls ein wirkliches Intussusceptionswachstum der Membranen bei der Bildung der Fortsätze annehmen. Die von den umgebenden Geweben ausgehende Dehnung könnte nun aber sehr wohl in ähnlicher Weise, wie wir es für den Turgor angenommen haben, das Intussusceptionswachstum der Membranen befördern, und zwar leuchtet auch wohl ohne eine ausführlichere Erörterung ein, dass die an die Intercellularen grenzenden Partien, weil sie halb so dick sind als die anderen, durch eine solche Dehnung am meisten gespannt werden müssten und dass somit auch hier das ausgiebigste Intussusceptionswachstum stattfinden müsste. Wir würden hierdurch also auch eine mechanische Erklärung für das ungleiche Wachstum der verschiedenen Membranpartien erhalten, welche bei alleiniger Berücksichtigung des Turgors nicht gegeben werden konnte. Uebrigens würden die Markzellen von Juncus unter dieser Annahme keineswegs als Beweis gegen die Turgor-Wachstums-Theorie angeführt werden können. Denn es würde sich ja in diesem Falle ebenfalls um eine Beeinflussung des Intussusceptionswachstums durch Dehnung handeln, und es

muss für den Erfolg gleichgültig sein, ob diese Dehnung durch den Turgor oder durch von aussen wirkende Kräfte hervorgebracht wird.

Es lässt sich somit nicht bestreiten, dass das Wachstum der sternförmigen Markzellen von Juncus sehr wohl mit der Turgor-Wachstumstheorie in Einklang gebracht werden kann. Jedenfalls kann dieselbe aber nicht als Beweis für rein aktives Flächenwachstum der Membran gelten, wenn auch auf der anderen Seite die Möglichkeit, dass in diesen Zellen ein derartiges Wachstum in der That stattfindet, nicht ausgeschlossen werden kann.

Diaphragmenzellen von Thalia dealbata.

Die Diaphragmen im Blattstiel von Thalia dealbata werden gebildet von sternförmigen Zellen (cf. Fig. 5, II), deren Arme denen von Juncus an Länge nicht nachstehen, sie besitzen aber im übrigen eine weniger regelmässige Gestalt, indem das Mittelstück derselben häufig mehr in die Länge gestreckt oder auch mehr oder weniger gekrümmt ist.

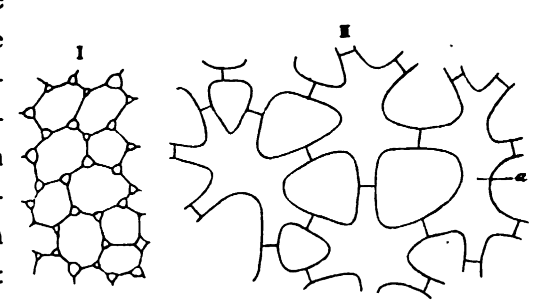


Fig 5. Diaphragmenzellen von Thalia dealbata in verschiedenen Altersstadien bei gleicher Vergrösserung gezeichnet.

Ausserdem ist noch für genauere Messungen sehr ungünstig, dass die Dicke der Blattstiele bei demselben Exemplare und die Gestalt der Diaphragmenzelle bei dem gleichen Blattstiele in verschiedener Höhe desselben, ja sogar auf dem gleichen Querschnitte nicht unbeträchtliche Verschiedenheiten zeigt. Es schien mir somit noch am zweckmässigsten bei verschieden alten Blattstielen immer die gleiche Stelle derselben zur Vergleichung heranzuziehen,

und zwar entschied ich mich aus verschiedenen Gründen für diejenige Stelle derselben, die gerade oberhalb des Endes der die jüngeren Blätter umhüllenden Scheide liegt, wo man also, wenn man, von der Basis anfangend, konsekutive Querschnitte anfertigt, die ersten genau elliptischen Schnitte erhält. Von diesen wurden dann die aus einem ganz bestimmt orientierten Luftgange stammenden Diaphragmenzellen mit einander verglichen.

Derartige Vergleiche führten nun im wesentlichen zu den gleichen Resultaten, wie sie oben für Juncus beschrieben sind, und es zeigte mir die genaue Vergleichung der bei gleicher Vergrösserung aufgenommenen Bilder (cf. auch Fig. 5, I u. II), dass jedenfalls der grösste Teil der vorspringenden Fortsätze ausschliesslich z e n t r i f u g a l entstehen k a n n. Allerdings schien es mir, als ob bei einigen eine zwar nur sehr geringe Verengerung der Mittelstücke der sternförmigen Zellen während der Ausbildung derselben stattgefunden hätte. Wenigstens habe ich Zellen, die z. B. der in der Mitte stark verengten Zelle a in Fig. 5, II genau entsprechen würden, in den jüngeren Stadien nicht auffinden können. Ich glaube übrigens, dass auch dann, wenn eine derartige geringe Verengung des Lumens mit Sicherheit nachweisbar wäre, ein ganz unzweifelhafter Fall von rein aktivem Membranwachstum nicht vorzuliegen brauchte. Es wäre ja auch recht wohl denkbar, dass die Verengung, die ja stets nur einen geringen Grad erreicht, eine Folge der passiven Dehnung wäre, die von der Umgebung auf die Diaphragmenzellen ausgeübt wird. Sie würde dann also den gleichen Grund haben wie die Querkontraktion eines in der Längsrichtung gedehnten Kautschukschlauches oder wie die bekannte Verkürzung, die viele Wurzeln infolge des Dickenwachstums zeigen. Uebrigens will ich nochmals besonders hervorheben, dass die Verengung des Lumens, wenn sie überhaupt vorhanden ist, was ich nach den von mir angestellten Messungen bei den bedeutenden Fehlerquellen noch nicht für ausgemacht halte, jedenfalls nur ganz geringe Werte zu besitzen braucht. Da nun, wie wir sahen, der Nachweis derartiger geringfügiger Verengungen

des Lumens doch zu keinen sicheren Schlüssen über die Wachstumsmechanik führen würde, so habe ich auch darauf verzichtet, diese Frage mit voller Sicherheit zu entscheiden, was jedenfalls nur durch eine ganz bedeutende Anzahl sehr genauer Messungen möglich gewesen wäre.

Diaphragmen von Pontederia crassipes.

In der Stengelrinde von Pontederia crassipes finden sich Diaphragmen, deren Zellen mit den jungen Markzellen von Juncus eine grosse Aehnlichkeit haben (cf. Fig. 6, III). Sie unterscheiden sich von den ausgewachsenen Markzellen im wesentlichen nur dadurch, dass die Arme der Sterne auf eine sehr geringe Länge reduziert sind. Durch Untersuchung der jüngeren Stengelteile lässt sich jedoch auch hier leicht feststellen, dass die Intercellularen zunächst eine ganz normale Gestalt besitzen und dass die angrenzenden Zellen denselben ausschliesslich konvex gekrümmte Flächen zukehren. Ganz allmählich geht dann die Krümmung in die entgegengesetzt gerichtete über. Ob dies nun durch zentripetales oder zentrifugales Wachstum geschieht, vermochte ich infolge der geringen Dimensionen der Intercellularen und der bedeutenden Grösse der individuellen Verschiedenheiten nicht durch genaue Messungen zu entscheiden. Die Möglichkeit von ausschliesslich zentrifugalem Wachstum scheint aber um so weniger ausgeschlossen, als die Intercellularen zu der Zeit, wo die Durchschnittsgrösse der Diaphragmenzellen noch erheblich geringer ist, als im ausgewachsenen Stengel und wo, wie die Wand a b Fig. 6, II zeigt, sogar noch Zellteilungen auftreten, bereits eine ganz bedeutende Grösse erreicht haben.

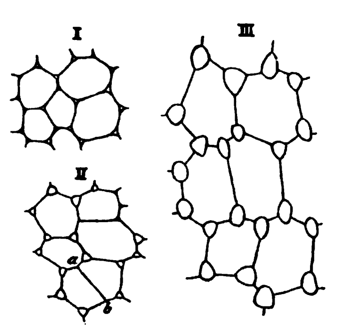


Fig. 6. Diaphragmenzellen aus dem Stengel von Pontederia crassipes in verschiedenen Entwicklungsstadien bei gleicher Vergrösserung.

Besonders hervorheben möchte ich aber noch, dass ich an

den jungen Zellen, in denen also die Entwicklung der Intercellularen stattfindet, von Celluloseplatten durch deren Spaltung nach Berthold (I, 278) bei einer verwandten, ebenfalls zu den Pontederiaceen gehörigen Pflanze die Intercellularräume entstehen sollen, nichts habe beobachten können. Die jungen Zellen liessen überhaupt keine Unterschiede in der Verdickung ihrer an die Intercellularen grenzenden Wände erkennen.

Diaphragmen von Hydrocleïs nymphoides.

Aehnliche Diaphragmen wie bei Pontederia finden sich auch in den Blattstielen von Hydrocleïs nymphoides. Auch hier findet man in den jugendlichen Stadien zunächst ganz normale Intercellularen und zwar zu einer Zeit, wo die Zellteilungen noch nicht sistiert sind. Auch zeigt die Vergleichung der bei gleicher Vergrösserung entworfenen Zeichnungen, dass während der Ausbildung derselben noch unzweifelhaft ein beträchtliches Wachstum stattfindet, so dass also auch hier die Möglichkeit von ausschliesslich zentripetalem Wachstum nicht ausgeschlossen erscheint.

II. Die Armpallisadenzellen des Assimilationsgewebes.

Als Armpallisadenzellen wurden bekanntlich von Haberlandt (II, 98) diejenigen Zellen bezeichnet, deren Lumen durch Membranplatten, die von einer oder von mehreren Seiten aus in dasselbe mehr oder weniger weit hineinragen, gegliedert ist. Derartige Zellen sind bisher ausser bei einer Anzahl von Coniferen (cf. Haberlandt II, 102), bei denen sie schon seit langer Zeit bekannt waren, bei verschiedenen Pteridophyten (cf. Haberlandt II, 103), Amaryllideen (cf. Haberlandt II, 102), Gramineen (cf. Haberlandt II, 100 und Güntz I, 41), Ranunculaceen (cf. Haberlandt II, 98) und Caprifoliaceen (cf. Haberlandt II, 97 und Loebel I, 53) beobachtet worden.

Was nun zunächst die Struktur der ausgewachsenen Armpallisadenzellen anlangt, so können wir hier zunächst zwischen soliden Membranplatten und Einbuchtungen der Membran, die auf der Aussen-

seite an einen Intercellularraum grenzen, unterscheiden. Doch kommen auch Uebergänge zwischen diesen beiden verschiedenen Arten vor, und es ist namentlich häufig zu beobachten, dass die anfangs soliden Membranplatten später in ihrer ganzen Ausdehnung oder auch nur teilweise in zwei einen Intercellularraum einschliessende Lamellen gespalten werden.

Abgesehen von den Coniferen stehen nun die massiven Membranplatten fast ausnahmslos senkrecht auf der Fläche des Blattes und laufen also den Längswänden der gewöhnlichen Pallisadenzellen parallel. Dahingegen findet man, wie schon von Haberlandt (II, 103) hervorgehoben wurde, bei manchen Armpallisadenzellen Einbuchtungen, die parallel der Blattfläche verlaufen und also auf dem Tangentialschnitt durch das Blatt zur Beobachtung gelangen. Diese Einbuchtungen zeigen ferner in den verschiedenen Höhen der Zelle eine sehr verschiedene Gestalt. Ausnahmslos fand ich aber, dass an den Enden der Zellen, wo gleichzeitig antikline Membranplatten vorhanden waren, die periklinen Einbuchtungen diesen Platten derartig entsprechen, dass diese stets die am meisten genäherten Punkte der eingebuchteten Zellwände verbinden. Man kann sich hiervon am besten an Tangentialschnitten, die mit Chloralhydrat aufgehellt sind, überzeugen; durch Verschieben des Tubus kann man an diesen der Reihe nach die Gestalt der Einbuchtungen und der Membranplatten in den verschiedenen Ebenen einer Zelle beobachten. Man kann an solchen Schnitten auch konstatieren, dass die Einbuchtungen sich nach der Mitte der Zelle meist ganz oder wenigstens um ein bedeutendes abflachen, wie z. B. aus Fig. 7, I u. II, die die Armpallisadenzellen von Sambucus nigra bei verschiedener Einstellung darstellt, ersichtlich ist. Nicht selten findet man aber auch, dass die Zellen an den beiden Enden eine sehr verschiedene Gestalt besitzen. Einen extremen derartigen Fall stellt Fig. 7, III, a—c dar; die in derselben abgebildete Zelle besass an dem nach der Epidermis zu gerichteten Ende 2, am entgegengesetzten Ende aber 3 Arme, überdies weicht die Richtung der diese Arme trennenden Membranplatten noch um einen

rechten Winkel von einander ab, die betreffenden Querschnittsbilder sind nämlich auch genau in der beobachteten Orientierung gezeichnet.

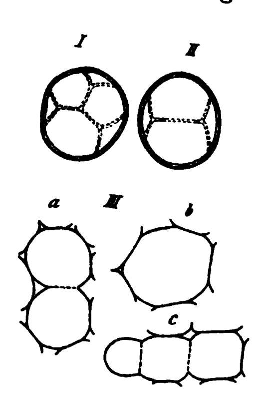


Fig. 7. Armpallisadenzellen von Sambucus nigra in der Flächenansicht I u. II die mittlere Einstellung ausgezogen, die der Epidermis genäherte Einstellung nebst den Membranplatten gestrichelt gezeichnet III. Ein und dieselbe Zelle, a auf die äussere Partie, b auf die Mitte, c auf die innere Partie derselben eingestellt. Die Membranplatten gestrichelt gezeichnet.

Auf dem Querschnitt durch die betreffenden Blätter sind nun übrigens die seitlichen Einbuchtungen der Zellen, wie leicht begreiflich, weniger gut zu erkennen, dahingegen lassen sich natürlich an diesem die radialen Membranlamellen am besten beobachten. Eine Verwechslung derselben mit den seitlichen Einbuchtungen scheint mir hier bei einiger Sorgfalt ausgeschlossen; so ist es mir auch unverständlich, wie Loebel (I, 53), der die radialen Membranplatten in den Pallisadenzellen von Viburnum Opulus ganz richtig abbildet, zu der Ansicht gelangen konnte, dass bei dieser Pflanze nur seitliche Einbuchtungen vorhanden seien. Ich konnte mich auch in diesem Falle an den mit Chloralhydrat aufgehellten Tangentialschnitten mit voller Sicherheit davon überzeugen, dass es sich hier um echte Armpallisadenzellen handelt, bei denen radiale Membranplatten gleichzeitig mit seitlichen Einbuchtungen vorkommen.

Die Entwicklung der Armpallisadenzellen habe ich am ausführlichsten bei 2 Pinus-Arten und ferner bei Bambusa arundinacea untersucht, und es sollen nun diese 3 Gattungen gesondert der Reihe nach besprochen werden. Ausserdem habe ich zwar noch eine Anzahl von Oleaceen und Farnen angesehen, dieselben zeigten mir aber zu grosse Differenzen in der Grösse und Gestalt der betreffenden Zellen, um für genaue Messungen geeignete Objekte zu bieten. Ich verzichte deshalb auch darauf, auf meine diesbezüglichen Beobachtungen, die in keiner Richtung zu abschliessenden Ergebnissen geführt haben, an dieser Stelle näher einzugehen.

Pinus longifolia und Pinus silvestris.

Die Entstehung der schon vielfach beschriebenen Membranfalten in dem Assimilationsgewebe von Pinus silvestris wurde zuletzt von J. Behrens (I, 145) eingehender untersucht. Nach diesen Untersuchungen sollen in den betreffenden Zellen zunächst Verdickungsleisten gebildet werden, die, an den vertikalen Wänden herablaufend, sich an die obere und untere Wand der Zelle ansetzen. »Diese Leisten sind nicht hoch, sondern machen, auf dem Querschnitt gesehen, mehr den Eindruck lokaler, knopfförmiger Verdickungen.« Nach der Anlage dieser Leisten soll sodann ein bedeutendes Flächenwachstum der Zellen in horizontaler Richtung eintreten, dem sich die Verdickungsleisten der Vertikalwände »als ebensoviele Hindernisse entgegenstellen« sollen. »Die Ausdehnung der Zelle kann also vornehmlich nur in den Zwischenpartien zwischen den Verdickungsleisten vor sich gehen. Hier wird die Seitenwand gedehnt, sie wölbt sich halbkugelig nach aussen vor und so bilden 2 Membranpartien, welche unter dem Turgordruck der Zelle nach aussen mehr weniger weit vorgewölbt sind, an ihrer Grenze eine wirkliche Zellenfalte, an deren in das Zellinnere gerichteten Spitze die ursprüngliche Verdickungsleiste steht«. Sodann wird von Behrens noch hervorgehoben, dass infolge späterer Verschiebungen die Zellhautfalten sehr verschieden weit in das Zellinnere hineinragen können.

Im Gegensatz zu diesen absichtlich zum Teil wörtlich wiedergegebenen Ausführungen scheint es mir nun zunächst durchaus nicht einleuchtend, wie zarte Verdickungsleisten auf den Vertikalwänden das in der Horizontalebene stattfindende Wachstum in so ausgiebiger Weise beeinflussen sollten. Offenbar ist doch die Flächenausdehnung in horizontaler Richtung nur von dem Wachstumsmodus der Horizontalwände der betreffenden Zellen abhängig, und wenn diese vollständig gleichmässig wachsen, so liegt gar kein Grund vor, weshalb nicht die zarten Verdickungsleisten der Vertikalwände durch dieses Wachstum einfach nach aussen ge-

schoben werden sollten; sie setzen ja diesem Wachstum in Wirklichkeit kein Hindernis in den Weg.

Sodann hat mir aber auch die genaue Untersuchung der Entwicklungsgeschichte der betreffenden Zellen gezeigt, dass die Beobachtungen, auf die Behrens seine Ansicht stützt, zum Teil der Wirklichkeit nicht entsprechen. Ich benutzte zu diesen Untersuchungen einerseits ebenfalls die Nadeln von Pinus silvestris, andererseits die von Pinus longifolia. Ich beginne aus verschiedenen Gründen mit der Besprechung der an den letzteren gewonnenen Resultate.

Pinus longifolia.

Die zu untersuchenden Nadeln wurden nach der Fixierung durch Alkohol in Paraffin eingebettet und mit dem Mikrotom geschnitten. Infolge des relativ geringen, nicht von einer Cuticula überzogenen Querschnittes war übrigens zu diesem Einbetten ein ungewöhnlich langes (etwa 3tägiges) Verweilen in den verschiedenen Flüssigkeiten notwendig. Die von dem in Paraffin eingebetteten Materiale angefertigten Mikrotomschnitte wurden dann mit einer konzentrierten wässerigen Congorotlösung, in der ich sie 12 Stunden oder beliebig länger beliess, gefärbt und nach dem Auswaschen mit Alkohol in der gewöhnlichen Weise in Canadabalsam übertragen. An den so gewonnenen Präparaten waren nur die Kerne und die Cellulosemembranen intensiv gefärbt.

Da nun die Nadeln von Pinus longifolia abgesehen von der Spitze einen gleichgrossen und gleichgebauten Querschnitt besitzen, so leuchtet zunächst ein, dass wir das Wachstum der verschiedenen Zellen — ähnlich wie bei Juncus — durch Vergleichung verschieden alter Querschnitte ein und derselben Nadel ohne weiteres feststellen können, wenn wir nur die obersten Teile von der Beobachtung ausschliessen.

Durch Vergleichung von Schnitten, die unmittelbar vor dem Beginn der Faltenbildung stehen, mit solchen, bei denen bereits weit ins Innere hineinragende Falten vorhanden sind, konnte nun

zunächst festgestellt werden, dass während der Faltenbildung durchaus kein so intensives Flächenwachstum der Membranen stattfindet, wie dies Behrens annimmt. Um in dieser Beziehung genaue numerische Anhaltspunkte zu gewinnen, habe ich zunächst von der gleichen Nadel von einem Schnitte mit deutlicher Faltenbildung und einem solchen, in dem noch keine Falten gebildet waren, alle der Gefässbündelscheide anliegenden Assimilationszellen bei gleicher Vergrösserung mit Hilfe der Camera lucida genau aufgezeichnet und dann den radialen und tangentialen Durchmesser der betreffenden Zellen gemessen. Ich erhielt so zunächst für den radialen Durchmesser als Durchschnittswert von den 30 gemessenen Zellen für den Schnitt ohne Falten 6,01, für den Schnitt mit Falten 7,63 mm[1]; derselbe hatte sich also nur von 1 auf 1,27 ausgedehnt. Der mit Hilfe eines Messrädchens[2]) bestimmte Umfang der Scheide, der als Mass für die tangentiale Ausdehnung dienen kann, hatte sich von 1 auf 1,2 vergrössert. Es kann nun ferner wohl nicht in Zweifel gezogen werden, dass sich dieses Wachstum auf die einzelnen Zellen des Assimilationsgewebes ungefähr gleichmässig verteilt; wenigstens ist, da der Gesamtumriss sich gleichmässig vergrössert, nicht einzusehen, weshalb sich einzelne Assimilationszellen besonders ausdehnen sollten, wenn wir wenigstens absehen von den an die Atemhöhlen grenzenden Zellen. Uebrigens zeigt auch der Längsschnitt, dass der radiale Durchmesser der übereinanderstehenden Assimilationszellen nur sehr allmählich und ganz kontinuierlich zunimmt.

Es wurde nun ferner festgestellt, um wie viel sich der radiale und tangentiale Durchmesser der mit Falten versehenen Zellen hätte ausgedehnt haben müssen, wenn die Falten lediglich durch Ausstülpung der an dieselben grenzenden Partien entstanden wären. Es wurden zu diesem Zwecke eine Anzahl von Assimilationszellen

---

1) Cf. Anmerkung p. 206.

2) Ich benutzte speziell das vom Oberst R. Jacob erfundene Messrädchen, das ich für derartige Messungen sehr empfehlen kann. Dasselbe ist im Deutschen Reiche patentiert und kann von F. Sönneken (Bonn) bezogen werden.

des älteren der beiden vorhin erwähnten Querschnitte bei stärkerer Vergrösserung gezeichnet und dann in dieselben eine möglichst grosse rundliche Figur hineingezeichnet, die die freien Enden der Membranfalten verbindet (cf. Fig. 8, I u. II die gestrichelte Linie). Offenbar müssten die betreffenden Zellen unter Annahme obiger Entstehungsweise der Falten vor der Faltenbildung diese Dimensionen besessen haben, und es konnte aus einer Vergleichung der radialen und tangentialen Durchmesser dieser Figuren mit den entsprechenden Durchmessern der betreffenden jüngeren Zellen auf die unter der Annahme ausschliesslich zentrifugalen Wachstums zu erwartende Wachstumsgrösse geschlossen werden. Diese Messungen ergaben nun für den radialen Durchmesser eine Grössenzunahme von 1 auf 2,4, für den tangentialen eine solche von 1 auf 1,25. Der radiale Durchmesser der Zellen, der sich nach den oben erwähnten Messungen nur von 1 auf 1,27, oder um 27 % ausgedehnt hat, müsste sich aber bei alleinigem Ausstülpungswachstum von 1 auf 2,4 oder um 140 % ausdedehnt haben.

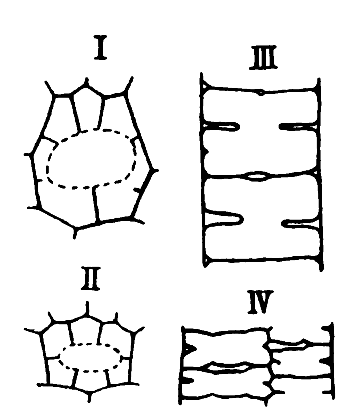


Fig. 8. Armpallisadenzellen von Pinus longifolia. I u. II in der Querschnitts-, III u. IV in der Längsschnitt-ansicht.

Aehnliche Resultate erhielt ich auch durch Messungen an einem noch älteren Querschnitte derselben Nadel. Bei diesem hatte der radiale Durchmesser im Vergleich zu dem zuerst gezeichneten Querschnitte um 50 % an Grösse zugenommen, während die Annahme von ausschliesslichem Ausstülpungswachstum eine Vergrösserung des radialen Durchmessers um 170 % verlangte.

So bedeutenden Differenzen gegenüber können nun offenbar die ja allerdings bei derartigen Messungen vorhandenen Beobachtungsfehler nicht in Betracht kommen, und es kann somit als erwiesen gelten, dass die von Behrens ausgesprochene Ansicht über die Entstehung der Membranfalten

im Pallisadengewebe der Pinus spec. mit den Beobachtungsergebnissen im Wiederspruch steht und dass die Membranfalten sicherlich in das Innere der Zellen hineinwachsen.

Noch schlagendere Resultate erhielt ich übrigens durch Untersuchung des Längsschnittes. Die Nadeln von Pinus longifolia besitzen nämlich in der Vertikalrichtung ganz ähnliche Falten als in der Horizontalebene (cf. Fig. 8, III u. IV), so dass hier jede Zelle meist in 4, oft aber auch in 6 oder mehr Arme gegliedert erscheint. Man könnte bei diesen Falten um so mehr versucht sein, die Entstehung durch Ausstülpung anzunehmen, als sie im ausgebildeten Zustande meist durch einen grossen Intercellularraum fast in ihrer ganzen Ausdehnung in 2 Lamellen gespalten sind (cf. Fig. 8, III). Dennoch lehrt die genaue Untersuchung der Entwicklungsgeschichte gerade das Gegenteil. Diese Falten werden nämlich zu einer Zeit gebildet, wo das radiale Wachstum der betreffenden Zellen bereits nahezu oder ganz vollendet ist. Ich konnte hier durch Verfolgung einer Längsreihe von Zellen direkt nachweisen, dass während des Beginns der Faltenbildung keine merkliche Vergrösserung des radialen Durchmessers stattfindet. Die Falten ragen hier aber in den ausgewachsenen Zellen soweit ins Lumen derselben hinein, dass die Annahme von Ausstülpungswachstum eine Vergrösserung des radialen Durchmessers um 200 % erfordern würde, während sich derselbe in Wirklichkeit, wie der Vergleich mit den Zellen, die noch keine Falten besitzen, zeigt, jedenfalls nur sehr wenig vergrössert hat.

Es kann somit nach allem kein Zweifel darüber bestehen, dass in den Nadeln von Pinus longifolia die in das Lumen der Assimilationszellen hineinragenden Membranplatten zentripetal in dieses hineinwachsen. Offenbar müssen wir es hier also auch mit einem von der Turgordehnung ganz unabhängigen Wachstum zu thun haben. Dahingegen scheint mir die Frage, ob hier ein unzweifelhafter Fall von aktivem Intussus-

ceptionsflächenwachstum vorliegt, noch einer eingehenderen Erörterung zu bedürfen.

A priori ist die Entstehung derartiger Einstülpungen in zweifacher Weise denkbar. Entweder es wird einfach eine Membranleiste der ursprünglichen Membran apponiert und diese Leiste wächst auch durch Apposition weiter nach innen, oder die ursprüngliche Membran wölbt sich durch lokalisiertes Intussusceptionswachstum in das Lumen der Zellen hinein und wächst auch weiterhin durch Intussusception.

Denkbar ist es allerdings auch, wie Pfeffer (I, 218) hervorhebt, dass eine Faltenbildung nur durch eine Vergrösserung der Quellungsfähigkeit, also durch Wassereinlagerung hervorgebracht wird. Bei der bedeutenden Grösse, die die Membranfalten in unserem Falle erreichen, scheint mir aber diese Möglichkeit hier ausgeschlossen.

Wenn wir gleitendes Wachstum annehmen, so braucht ferner das Intussusceptionsflächenwachstum keineswegs so streng lokalisiert zu sein. Da es aber zur Zeit wohl doch nicht möglich sein dürfte, für oder gegen das Vorhandensein von gleitendem Wachstum in unserem Falle zwingende Beweise anzuführen und dieser Punkt auch für die uns in erster Linie interessierende Frage nur von untergeordneter Bedeutung ist, verzichte ich darauf, denselben hier eingehender zu erörtern, und will mich nun ausschliesslich der Frage zuwenden, ob sich für die Entstehung der Membranfalten durch Apposition oder Intussusception irgendwelche Beweise anführen lassen.

Die Entstehung der Membranfalten durch Apposition würde nun zunächst in der Bildung der gewöhnlichen ring-, spiral- oder netzförmigen Verdickungen ein Analogon haben; diese ragen ja zum Teil auch sehr weit ins Lumen der betreffenden Zellen hinein, wie z. B. bei den trachealen Elementen der Mamillarien. So werden denn auch die Membranfalten der Pinusnadeln von Haberlandt (I, 43) einfach als Verdickungsleisten bezeichnet.

Hervorzuheben ist jedoch, dass diese Gebilde keineswegs homogen sein können. So spricht schon die in ausgewachsenen Zellen sehr häufig zu beobachtende Trennung in zwei Lamellen, die einen Intercellularraum einschliessen, dafür, dass in der Mitte desselben eine Substanz von abweichender Beschaffenheit vorhanden sein muss. Die Membranfalten zeigen somit, wie auch bereits von Berthold (I, 279) hervorgehoben wurde, die gleiche Differenzierung, wie die gewöhnlichen Membranen, welche zwei benachbarte Zellen von einander trennen, und man könnte versucht sein, schon aus dieser Thatsache einen Beweis für die Entstehung derselben durch Einstülpung, resp. durch aktives Intussusceptionswachstum abzuleiten.

Gegen eine solche Annahme spricht jedoch die Entstehung der Scheidewand bei jeder Zellteilung. Offenbar enthält diese bei oder bald nach ihrer Entstehung ebenfalls in ihrer Mitte eine Schicht von abweichender Beschaffenheit, die auch mit der die Mutterzelle umgrenzenden Mittellamelle in Berührung tritt, ohne dass man bisher in diesem Falle von einem aktiven Einstülpungswachstum gesprochen hätte. Nun scheinen ja allerdings im allgemeinen die von den Tochterkernen ausstrahlenden Verbindungsfäden bei der Scheidewandbildung eine wesentliche Rolle zu spielen; aber einerseits kommt ja auch vielfach, so z. B. bei den mehrkernigen Zellen eine sicher von den Kernen unabhängige Scheidewandbildung vor, und andererseits entstehen die Membranfalten bei Pinus, wie schon von Haberlandt (I, 44) beschrieben wurde, ebenfalls innerhalb einer nach dem Kerne hingerichteten Plasmalamelle, so dass hier eine gewisse nahe Beziehung zwischen den Kernen und den Membranfalten keineswegs ausgeschlossen ist. Auf alle Fälle kann aber die Differenzierung der Membranfalten nicht als zwingender Beweis für die Entstehung derselben durch aktives Intussusceptionswachstum angesehen werden.

Ebenso wenig lässt sich ferner aus der Entstehung der Intercellularen innerhalb der Falten auf aktives Flächenwachstum derselben schliessen. Diese kann ja sehr wohl in dem von der Tur-

gordehnung bewirkten Abrundungsbestreben der betreffenden Zellen oder in der von den umgebenden Zellen ausgehenden passiven Dehnung ihren Grund haben. Letzteres dürfte namentlich für die auf dem Längsschnitt sichtbaren Falten (cf. Fig. 8, III) nicht unwahrscheinlich sein. Wenigstens findet hier sicherlich während der Ausbildung der Intercellularen eine erhebliche Streckung in der Längsrichtung statt, die aus der Längenzunahme der umliegenden Zellen erschlossen werden kann. Ich habe diese Längenzunahme bei Pinus longifolia speziell an den Zellen der Gefässbündelscheide konstatiert, deren Länge nur innerhalb ziemlich enger Grenzen schwankt, so dass aus der Vergleichung der Mittelwerte aus einer grösseren Anzahl von Bestimmungen zuverlässige Resultate abgeleitet werden können. Ich fand nun als Länge der Scheidenzellen in denjenigen Partien der Nadel, wo die Anlage der plattenförmigen Falten stattfand, als Mittel aus 18 Bestimmungen 23 Teilstriche des Okularmikrometers, während derselbe in den älteren Partien, in denen die Falten bereits fast überall gespalten waren, als Mittel aus 16 Messungen zu 40 Teilstrichen bestimmt wurde. Auf das Vorhandensein einer passiven Dehnung in der Längsrichtung kann ferner auch daraus geschlossen werden, dass in der gleichen Zeit auch der longitudinale Zusammenhang der einzelnen Assimilationsgewebezellen derartig gelockert wird, dass dieselben entweder gar nicht mehr oder nur in bestimmten Partien, namentlich an den Enden, mit einander in Verbindung stehen.

Uebrigens ist auch die Entstehung von Intercellularen innerhalb der dem Lumen derselben zugekehrten Enden der Falten ohne aktives Membranwachstum denkbar, vorausgesetzt dass während der Bildung derselben ein Wachstum der betreffenden Zellen stattfindet. Es ist dann nur die Annahme notwendig, dass von den auf den betreffenden Falten senkrecht stehenden Membranen die den betreffenden Stellen der Membranfalten anliegenden Partien ein geringeres Flächenwachstum erleiden.

Ein zwingender Beweis für das Vorkommen aktiven Mem-

branwachstums schiene mir dagegen dann erbracht, wenn es gelänge, die Entstehung oder das Wachstum von derartigen Intercellularen ohne gleichzeitige Flächenausdehnung der betreffenden Zellen nachzuweisen. Etwas derartiges scheint aber bei Pinus jedenfalls nicht vorzukommen.

Pinus silvestris.

Die an den Nadeln von Pinus silvestris gewonnenen Resultate stimmen im wesentlichen mit den schon beschriebenen überein. Was zunächst die Gestalt der ausgewachsenen Assimilationsgewebezellen anlangt, so unterscheiden sie sich bei Pinus silvestris von denen von Pinus longifolia hauptsächlich dadurch, dass bei ihnen die im Längsschnitt sichtbaren Falten viel weniger häufig sind. Immerhin finden sie sich jedoch auch hier stellenweise, namentlich auf den der subepidermalen Schicht oder der Gefässbündelscheide angrenzenden Wänden, sie schliessen hier zum Teil Intercellularen ein, zum Teil stellen sie auch solide Platten dar. Da sie aber den meisten Zellen ganz fehlen und auch in ihrer Grösse grosse Schwankungen zeigen, schien eine genaue Bestimmung der Entwicklungsgeschichte dieser Falten nicht ausführbar.

Um nun aber über die Entstehungsweise der auf dem Querschnitt sichtbaren Falten Aufschluss zu erlangen, habe ich zunächst das Wachstum des ganzen Querschnittes der Nadeln während der Faltenbildung durch direkte Messung mit dem Okularmikrometer bestimmt. Ich fand in dieser Weise, dass der Durchmesser des annähernd halbkreisförmigen Querschnittes der Nadeln von der Basis nach den ausgewachsenen Teilen zu ganz allmählich von 0,6 auf 1,5 mm stieg. In der Höhe, auf der der Durchmesser 1,1 mm betrug, waren aber noch keine Falten sichtbar, erst zwischen 1,1 und 1,3 begann die Faltenbildung und nahm dann sehr schnell zu. Die lineare Grössenzunahme des Gesamtquerschnittes während der Faltenbildung lag also zwischen 15 und 36 %, war aber jedenfalls geringer als 36 %. Wenn man nun bedenkt, dass

die Falten häufig von beiden Seiten bis auf ein Drittel ins Lumen der Zellen hineinragen, so wird die Annahme von alleinigem Ausstülpungswachstum schon durch diese Beobachtung sehr unwahrscheinlich.

Zu den gleichen Resultaten führten übrigens auch die an den Assimilationszellen selbst ausgeführten Messungen. Ich verfuhr in diesem Falle in der Weise, dass ich zunächst bei einem Schnitte, der die ersten Stadien der Faltenbildung zeigte, mit dem Okularmikrometer den radialen Durchmesser sämtlicher der Gefässbündelscheide angrenzenden Zellen bestimmte, und dann bei einem älteren Schnitte derselben Nadel, der bereits völlig ausgebildete Falten besass, in derselben Weise den radialen Abstand der dem Lumen der Zellen zugekehrten Enden der Falten ermittelte. Ich fand so als Mittelwert für die Zellen vor der Ausbildung der Falten 39,3 μ, für den radialen Abstand der Falten aber 26,9 μ. Da sich somit der Abstand um nicht weniger als 32 o/o vermindert hat, ist trotz der unvermeidlichen Beobachtungsfehler mit Sicherheit anzunehmen, dass die Falten ins Lumen der betreffenden Zellen hineinwachsen. Noch mehr spricht übrigens für ein solches Hineinwachsen der Falten ins Lumen der Zellen die Gestalt der einzelnen ausgewachsenen Zellen des Assimilationsgewebes. So fand ich, dass die Enden der Falten in einzelnen Fällen um weniger als 10 μ, häufig aber nur ca. 18 μ von einander entfernt waren, während der radiale Durchmesser der noch nicht mit Falten versehenen Zellen nur in je einer von 60 gemessenen 20 und 24 μ betrug.

Bambusa arundinacea.

Das Assimilationsgewebe von der Blattoberseite von Bambusa arundinacea ist teils ein-, teils zweischichtig, und zwar findet man auf dem gleichen Querschnitte Partien mit einschichtigem Assimilationsgewebe neben solchen mit zweischichtigem, und es lässt sich in dieser Hinsicht keinerlei Regelmässigkeit herausfinden; nur herrscht nach der Spitze zu die Einschichtigkeit etwas mehr vor.

Die einzelnen Assimilationszellen besitzen, wie schon mehr-

fach hervorgehoben wurde, weit ins Lumen derselben hineinragende Membranplatten, die namentlich auf den dem Innern des Blattes zugekehrten Tangentialwänden stark ausgebildet sind (cf. Fig. 9, IV u. V). Diese Falten zeigen übrigens auf dem gleichen Querschnitte grosse Verschiedenheiten. Einerseits ragen sie sehr verschieden weit ins Innere der betreffenden Zellen hinein, und anderseits sind sie teils solide Platten, teils schliessen sie nur an der Spitze einen Intercellularraum ein, teils bestehen sie auch in ihrer ganzen Ausdehnung aus 2 Lamellen. Bemerken will ich übrigens ferner noch, dass man auch auf dem senkrecht zur Blattfläche geführten Längsschnitte nicht selten ganz gleich gestaltete Membranfalten (cf. Fig. 9, VI u. VII) beobachtet, die ebenfalls teils solide Platten darstellen, teils bedeutende Intercellularen zwischen sich einschliessen. Dieselben sind jedoch so wenig konstant, dass ich die Entwicklung derselben nicht verfolgt habe.

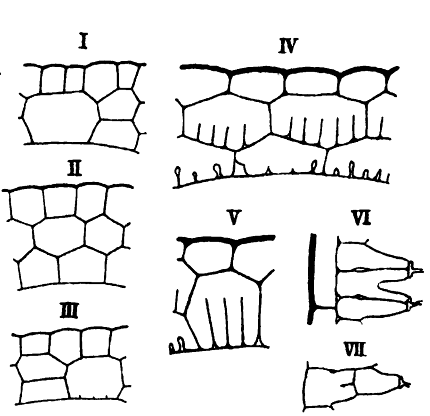


Fig. 9. Epidermis und Assimilationsgewebezellen der Blattoberseite von Bambusa arundinacea. I–V in der Querschnitts-, VI u. VII in der Längsschnittsansicht. I–III aus jungen, IV–VII aus ausgewachsenen Blatteilen. Alles bei gleicher Vergrösserung gezeichnet.

Uebrigens wird auch schon bei den auf dem Querschnitt sichtbaren Falten die genaue Feststellung der Entwicklungsweise durch die grossen individuellen Verschiedenheiten sehr erschwert. Immerhin geht doch aus den an verschiedenen Entwicklungsstadien ausgeführten Messungen hervor, dass das Wachstum der Membranplatten zum mindesten teilweise in der gleichen Weise wie bei Pinus, also zentripetal stattfindet.

Die Ausbildung der Falten beginnt allerdings, wie namentlich die Vergleichung der Figuren III und V der obenstehenden Fig. 9 zeigt, in einem Stadium, in dem das Wachstum der Zellen noch lange nicht abgeschlossen ist. Die mit dem Okularmikrometer

ausgeführten Messungen des radialen Durchmessers der Assimilationsgewebezellen ergaben auch, dass die ersten Spuren der Lamellen auftreten, wenn die betreffenden Zellen etwa die Hälfte der späteren Grösse erreicht haben. Nun findet man aber durchaus nicht selten am ausgewachsenen Blatte, dass die Länge der Falten des Assimilationsgewebes bis über zwei Drittel des radialen Durchmessers der betreffenden Zellen beträgt. So fand ich z. B. als Mittel aus einer grösseren Anzahl von Bestimmungen bei dem zweischichtigen Assimilationsgewebe für den radialen Durchmesser der Zellen der subepidermalen Schicht 7,5, für die Länge der Falten 4,9 Teilstriche des Okular-Mikrometers. Auch an den Stellen, wo das Assimilationsgewebe einschichtig war, fand ich nicht selten, dass die Membranfalten relativ ebensoweit ins Lumen der betreffenden Zellen hineinragten. Ich will übrigens nochmals hervorheben, dass bei Bambusa die Membranfalten auf dem gleichen Querschnitte sehr grosse Verschiedenheiten zeigen und dass meine Messungen nur den Schluss gestatten, dass die extremen Fälle nicht ausschliesslich durch zentrifugales Wachstum entstanden sein können. Ob nun aber ausserdem noch zentrifugales Wachstum stattfindet, vermochte ich nicht zu entscheiden. Sehr wahrscheinlich dürfte dies aber wohl nicht sein; vielmehr wird man doch wohl eher annehmen, dass die Entstehungsweise der Membranfalten bei Bambusa in der gleichen Weise verläuft wie bei Pinus. Wenigstens habe ich keine Beobachtungen gemacht, die mit dieser Annahme im Widerspruch ständen, und ich verweise deshalb auch bezüglich der theoretischen Verwertung der an Bambusa festgestellten Thatsachen auf das oben Gesagte.

III. Die Epidermiszellen.

An den Epidermiszellen habe ich zunächst die sogenannte Wellung der senkrecht auf den Aussenflächen stehenden Wände untersucht. Dieselbe ist schon mehrfach als ein unzweifelhafter Fall von aktivem Membranwachstum betrachtet worden. So äussert sich auch z. B. Strasburger (I, 160) betreffs der Ent-

stehung der gewellten Epidermiszellen der Blumenblätter von Clarkia pulchella; »es wird schwer, sich das zu dieser Brechung führende Flächenwachstum der Seitenwände anders als durch Einlagerung von Substanz in dieselben zu denken«. Irgendwelche Beweise für diese Ansicht habe ich aber weder in der Strasburger'schen Arbeit, noch auch sonstwo in der Litteratur auffinden können. Auch erschienen mir die zur Zeit vorliegenden Angaben über die Entwicklungsgeschichte dieser Zellen noch sehr lückenhaft zu sein, und es dürfte namentlich die Frage, ob die Wellung durch zentrifugales Wachstum der nach innen zu konvex gekrümmten Membranpartien oder durch zentrifugales Wachstum der nach aussen vorragenden Teile der Membran zu Stande kommt, bisher noch nicht in exakter Weise untersucht sein. So habe ich denn zunächst diese Frage durch genaue Messungen zu entscheiden gesucht. Das Resultat dieser Untersuchungen war nun, dass eine Einengung des Zelllumens während der Ausbildung der Wellung nicht stattfindet, dass somit die Möglichkeit von ausschliesslich zentrifugalem Wachstum nicht von der Hand zu weisen ist. Ob nun allerdings nicht trotzdem bei der Wellung auch zentripetales Wachstum stattfindet, lässt sich zur Zeit nicht angeben, ich will nur hervorheben, dass es mir bisher nicht gelungen ist, irgendwelche Anhaltspunkte, die für eine solche Wachstumsart sprächen, aufzufinden.

Ausser der Wellung beobachtet man nun übrigens namentlich bei zahlreichen Blumenblättern auch solide in das Lumen der Zellen hineinragende Membranplatten, die den bereits besprochenen Membranlamellen der Armpallisadenzellen an die Seite gestellt werden können. In der That entstehen dieselben auch in den beiden von mir näher untersuchten Fällen ebenfalls durch zentripetales Wachstum.

Schliesslich findet man nun aber, wie von Hiller (I, 422) zuerst ausführlich beschrieben wurde, in der Epidermis verschiedener Blumenblätter noch eigenartige Intercellularlücken.

Die genaue Untersuchung eines derartigen Falles lieferte keine Anhaltspunkte für zentripetales Wachstum.

Ich gebe nun im folgenden eine eingehende Besprechung der einzelnen Objekte. Ich habe übrigens ausserdem noch eine Anzahl anderer Pflanzen untersucht. Da mir diese aber entweder im wesentlichen ganz gleiche Resultate lieferten, wie die im folgenden besprochenen, oder sich infolge allzugrosser Unregelmässigkeit zu genauen Messungen nicht als geeignet erwiesen, verzichte ich darauf, dieselben hier zu besprechen.

Bemerken will ich gleich an dieser Stelle noch, dass ich die zarteren Blumenblätter bei diesen Untersuchungen meist mit Hilfe der Luftpumpe einfach vollständig mit Wasser injizierte. Sie werden in dieser Weise hinreichend durchsichtig, um ohne jede weitere Präparation eine genaue Beobachtung zu gestatten.

Pteris serrulata.

Die Blätter von Pteris serrulata schienen mir deshalb sehr geeignet für unsere Frage, weil die Epidermiszellen, wie bei der lang linealen Gestalt der Fiederblättchen zu erwarten war, im ausgewachsenen Zustande im ganzen Blatte die gleiche Gestalt besitzen, wenn man von der Spitze und den dem Mittelnerven und dem Rande des Blattes naheliegenden Partien und ferner von den geringen individuellen Schwankungen absieht. Die letzteren sind übrigens natürlich in den oberen und unteren Teilen des Blattes in gleicher Weise vorhanden. Da wir nun ferner an einem jungen Blättchen in einem entsprechenden Stadium an der Basis ausgewachsene Zellen und an der Spitze noch ganz junge Zellen antreffen, so war es somit möglich, an ein und demselben Blättchen den ganzen Entwicklungsgang der betreffenden Zellen festzustellen. Durch Entfärbung mit Eau de Javelle und nachherige Behandlung mit Chloralhydrat war es auch möglich, die unverletzten Blättchen so durchsichtig zu machen, dass die Gestalt der Epidermiszellen ohne Anfertigung von Schnitten genau verfolgt werden konnte.

Um nun die durch die Spaltöffnungen hervorgerufenen Unregelmässigkeiten zu vermeiden, wählte ich zur Untersuchung die Epidermiszellen der spaltöffnungsfreien Blattoberseite. Diese sind im allgemeinen senkrecht zum Mittelnerven des Blattes etwas gestreckt und, wie Fig. 10, III zeigt, durch eine starke Wellung der auf der Blattfläche senkrecht stehenden Wände, die im folgenden als Seitenwände bezeichnet werden mögen, ausgezeichnet.

Um nun über die Entstehungsweise dieser Epidermiszellen Aufschluss zu erlangen, wurden dieselben zunächst wieder in den verschiedenen Altersstadien bei gleicher Vergrösserung abgezeichnet (cf. Fig. 10 und 11).

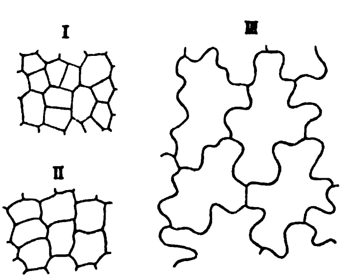


Fig. 10. Epidermiszellen von der Blattoberseite von Pteris serrulata in verschiedenen Entwicklungsstadien bei gleicher Vergrösserung.

Vergleicht man nun zunächst nur das unmittelbar vor dem Beginn der Faltenbildung liegende Stadium (cf. Fig. 10, I) mit dem Endstadium (Fig. 10, III), so leuchtet ohne weiteres ein, dass das letztere aus dem ersteren sehr wohl durch ausschliessliches Ausstülpungswachstum hervorgegangen sein könnte. Es ist ja ein leichtes, die einzelnen Zellen der ersten Figur in den Zellen der zweiten unterzubringen. Schwieriger wird die Sache nun aber, wenn man auch die Zwischenstadien mit in Betracht zieht. Die grossen Unregelmässigkeiten in der Gestalt der einzelnen Zellen machten es hier unmöglich, die einzelnen Zellen mit ihren verschiedenen Fortsätzen einfach in einander zu passen. Hier verfuhr ich nun in der Weise, dass ich in die mit Einbuchtungen versehenen Zellen rundliche Figuren hineinzeichnete, die diese Einbuchtungen von innen berührten, im übrigen aber möglichst gross waren (cf. Fig. 11). Zeigten diese Figuren, die am besten in der Weise mit einander verglichen werden konnten, dass die eine derselben auf Pauspapier gezeichnet wurde, so dass sie auf die andere gelegt werden konnte, in den auf einander folgenden Stadien niemals eine Verkleinerung, so war dar-

aus zu schliessen, dass die Fortsätze nicht gegen einander gewachsen waren, und es war somit die Möglichkeit, dass die Wellung der betreffenden Membranen ausschliesslich durch Ausstülpung der vorstehenden Zellpartien zu Stande käme, bewiesen.

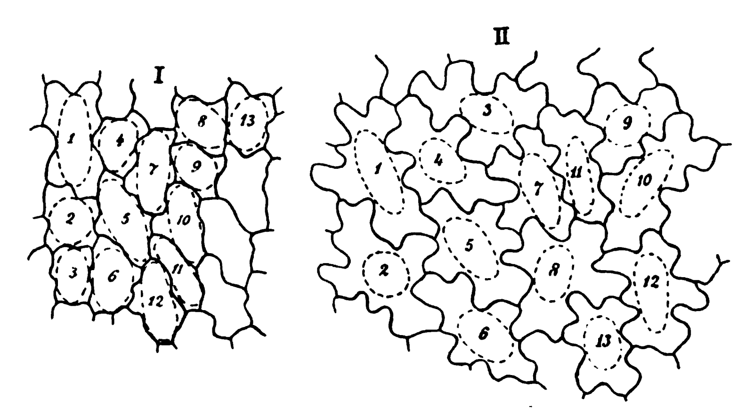


Fig. 11. Epidermiszellen des Blattes von Pteris serrulata in verschiedenen Stadien der Entwicklung bei gleicher Vergrösserung gezeichnet.

Von den in dieser Weise ausgeführten Messungen, die alle zu dem gleichen Resultate führten, sei an dieser Stelle nur eine ausführlicher beschrieben. Bei dieser wurde von demselben Blättchen eine Anzahl Zellen in 5 verschiedenen Entwicklungsstadien gezeichnet, und es wurden dann die einzelnen Zellen mit denen des nächst älteren Stadiums in der oben angegebenen Weise verglichen. Es zeigte sich nun zunächst, dass sämtlichen 19 Zellen des jüngsten der Fig. 10, I entsprechenden Stadiums, das noch keine Spur von gewellten Wänden erkennen lässt, sich in die 19 Zellen des folgenden Stadiums derartig hineinzeichnen lassen, dass sie von den letzteren völlig umschlossen werden. Allerdings passt nicht jede Zelle vom ersten Stadium in jede Zelle des zweiten; aber es lässt sich die Verteilung doch derartig treffen, dass von beiden Figuren immer je 2 Zellen zusammenpassen. Ebenso gelang es auch noch, sämtliche Zellen des zweiten Stadiums in diejenigen des nächstfolgenden hineinzuzeichnen. Die Vergleichung zwischen dem dritten und vierten Stadium wurde dann in der obengeschilderten Weise mit Hilfe von in die Zellen hineinge-

zeichneten ellipsenartigen Figuren ausgeführt. Wie Fig. 11, I u. II unmittelbar erkennen lässt, ist auch in diesem Falle eine derartige paarweise Zuordnung sämtlicher 13 Zellen möglich, ohne dass die die jüngeren Zellen von innen tangierenden Ellipsen in dem älteren Stadium die Grenzen der Zellen irgendwo überschritten. Zu dem gleichen Resultate führte schliesslich auch die ebenfalls an einer grösseren Zahl von Zellen ausgeführte Vergleichung der in Fig. 9, II abgebildeten Zellen mit denen des ausgewachsenen Blattes.

Es kann somit die Möglichkeit als erwiesen angesehen werden, dass die Wellung der Epidermiszellen von Pteris serrulata lediglich durch Ausstülpungswachstum der vorragenden Zellpartien zu Stande kommt. Eine derartige Entstehungsweise wird aber auch sehr wahrscheinlich, wenn man berücksichtigt, dass umgekehrt bei zentripetaler Entstehung der Wellung zwischen dem Wachstum der Einstülpungen und dem Wachstum der ganzen Zelle eine derartige Beziehung bestehen müsste, dass die Einstülpungen einander niemals näherrücken. Sodann ist aber auch nicht recht ersichtlich, wie bei einem solchen Wachstum sich die Tangentialwände der Epidermiszellen verhalten sollten. Nach allem glaube ich somit, wenn auch nicht als völlig erwiesen, so doch als sehr wahrscheinlich hinstellen zu können, dass die Wellung der betreffenden Zellwände durch Ausstülpung der nach aussen vorragenden Zellpartien zu Stande kommt.

Nehmen wir nun aber ein derartiges Wachstum an, so liegt offenbar kein Grund vor, den betreffenden Membranen ein rein aktives Wachstum zuzuschreiben. Wir haben es in diesem Falle einfach mit lokalisiertem Wachstum zu thun, das allerdings in sehr eigentümlicher Weise in den betreffenden Membranen verteilt sein muss. Eigenartig ist übrigens namentlich auch das Wachstum der der Oberfläche des Blattes parallelen Wände. In diesen müssen offenbar lebhaft wachsende mit langsam oder gar nicht wachsenden Partien abwechseln. Falls ein Gleiten der Zellen auf der Cuticula ausgeschlossen ist, so müsste auch diese an die-

sem eigenartigen Wachstum teilnehmen und also einen höchst komplizierten Wechsel von schnell und langsam wachsenden Partien zeigen. Ob nun aber diese Verschiedenheiten des Wachstums auf Elastizitätsverschiedenheiten der betreffenden Membranpartien, oder auf Ungleichheiten in der direkten Beeinflussung des Intussusceptionswachstums durch den Plasmakörper beruhen, lässt sich zur Zeit nicht entscheiden. Jedenfalls ist nicht ausgeschlossen, dass die Turgordehnung auch beim Wachstum dieser Membranen eine Rolle spielt, und es können dieselben somit nicht als Beweis für das Vorkommen von rein aktivem Flächenwachstum der Membran herangezogen werden.

Papaver Rhoeas.

Die Epidermiszellen der Unterseite der Kronblätter sind parallel den Hauptnerven in die Länge gestreckt und zeigen auf den senkrecht zur Blattfläche stehenden Wänden starke Wellung (cf. Fig. 12, III). In der völlig entwickelten Corolle findet ferner häufig auch eine Spaltung der zwischen 2 Epidermiszellen gelegenen Wand statt, die, vom Blattinnern aus beginnend, in einzelnen Fällen bis zur Cuticula vordringt. Meist reicht der so entstehende Intercellularraum jedoch nicht bis zur Cuticula, und es wird unmittelbar unter derselben der Zusammenhang der einzelnen Zellen nicht gestört. Ich habe deshalb auch bei diesem Objekte die Entstehung dieser meist relativ sehr klein bleibenden Intercellularen nicht näher verfolgt. Da nun die Breite dieser Epidermiszellen in dem gleichen Entwicklungsstadium im ganzen Blatte keine sehr erheblichen Schwankungen zeigt, konnten die bei verschiedenen Altersstadien gemessenen Mittelwerte über den Entstehungsmodus

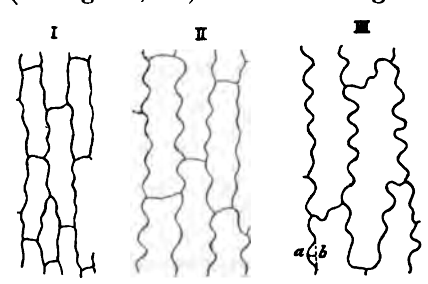


Fig. 12. Epidermiszellen von der Unterseite der Kronblätter von Papaver Rhoeas in verschiedenen Entwicklungsstadien bei gleicher Vergrösserung.

der Membranwellung Aufschluss geben, und zwar habe ich mich auf die Frage beschränkt, ob wir in diesem Falle zentripetales Wachstum annehmen müssen, oder ob auch die Annahme von ausschliesslich zentrifugalem Wachstum gestattet ist.

Die Figur 12, I—III, welche die Epidermiszellen in 3 verschiedenen Altersstadien bei gleicher Vergrösserung darstellt, zeigt nun zunächst, dass die Wellung schon in einem relativ frühen Stadium sichtbar ist.

Ausserdem wurde nun aber in einem Stadium, das die ersten Anfänge der Wellung der Membranen zeigte, der Querdurchmesser der betreffenden Zellen bestimmt, und zwar fand ich hier als Mittel aus einer grossen Anzahl von Bestimmungen 4,5 Teilstriche des Okularmikrometers. Sodann habe ich in 3 auf einander folgenden Stadien zunächst ebenfalls die Breite der Zellen und dann die transversale Weite der Ausbiegungen (die Grösse a b Fig. 12, III) gemessen. Wenn man diese von der Zellenbreite abzieht, so erhält man offenbar den transversalen Abstand der am meisten nach innen vorragenden Partien. Dieser darf natürlich nicht abnehmen, wenn man ausschliesslich zentrifugales Wachstum annehmen will. Ich fand nun in den 3 dem Alter nach geordneten Stadien als Mittelwerte für die Breite der Zellen: 8,1, 8,5 und 10,1, als Mittelwert für die Grösse a b: 3, 3,4 und 3,5 Teilstriche. Daraus folgt, dass die engsten Stellen der betreffenden Stellen eine Breite von 5,1, 5,1 und 6,6 Teilstrichen besassen, und man kann somit aus diesen Zahlen den Schluss ziehen, dass seit dem Beginn der Faltenbildung, wo die Breite der Zellen 4,5 T. betrug, eine Verminderung des Abstandes der am meisten nach innen in die Zellen hineinragenden Partien nicht stattgefunden hat und dass somit auch kein Grund zur Annahme von zentripetalem Wachstum der Zellen vorliegt.

Ruellia anisophylla.

Eine sehr starke Wellung zeigen die Epidermiszellen der Blumenblätter von Ruellia anisophylla (cf. Fig. 13, VI). Die Verfolgung

der Entwicklungsgeschichte zeigt auch hier, dass die Wellungen bereits sehr früh entstehen, und wenn hier auch der grossen Unregelmässigkeiten halber genaue Messungen nicht gut ausführbar erschienen, so scheint es mir doch schon nach den nach verschiedenen Stadien entworfenen Zeichnungen (cf. Fig. 13, I—VI)

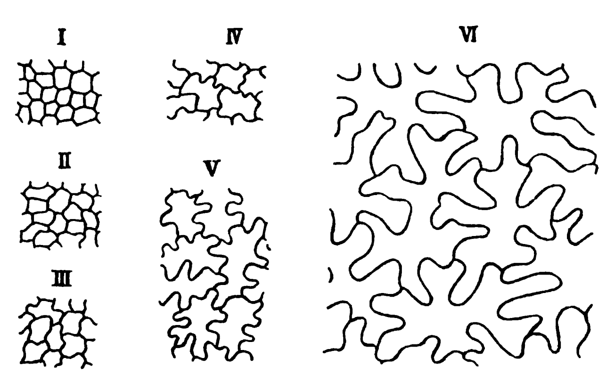


Fig. 13. Epidermiszellen von der Corolle von Ruellia anisophylla in verschiedenen Entwicklungsstadien bei gleicher Vergrösserung.

sehr wahrscheinlich, dass diese Zellen ebenso entstehen, wie die zuvor besprochenen.

Delphinium ajacis.

Die auf der Unterseite der Kelchblätter gelegenen Epidermiszellen sind stark wellig; ich untersuchte speziell die Zellen vom Rande der seitlich stehenden beiden Blätter. Uebrigens sind dieselben bei diesem Objekte so verschiedenartig gestaltet, dass mir genauere Messungen mit grossen Schwierigkeiten verbunden zu sein schienen. Immerhin liess sich doch leicht konstatieren, dass die Wellung bereits in einem sehr frühen Stadium beginnt. Sie ist bereits sehr deutlich, bevor die Zellen $^1/_8$ ihrer definitiven Grösse erreicht haben. Auch waren die engsten Stellen der Zellen in diesem Stadium enger als die der ausgewachsenen Zellen. Es ist mithin auch in diesem Falle die Möglichkeit von ausschliesslich zentrifugalem Membranwachstum zuzugeben.

Oenothera chilensis.

Die auf der Unterseite der Kronblätter von Oenothera chilensis gelegenen Zellen bieten deshalb ein besonderes Interesse, weil sie gleichzeitig starke Wellung und ins Lumen der Zellen hineinragende Celluloseplatten, die stets den ins Innere vorspringenden Winkeln der Wände aufsitzen, besitzen (cf. Fig. 14, IV). Die Verfolgung der Entwicklungsgeschichte zeigte nun, dass in diesem Falle die Wellung stets zuerst entsteht. Dieselbe ist schon ziemlich weit vorgeschritten, bevor die ersten Stadien der Plattenbildung sichtbar werden. So konnte in dem Fig. 14, I abgebildeten Stadium auch mit den stärksten Vergrösserungen keine Spur von irgendwelchen Verdickungen an den nach innen vorspringenden Membranpartien beobachtet werden. In einem etwas späteren Stadium traten aber an den vorspringenden Kanten auf dem Querschnitt knopfförmig erscheinende Verdickungen auf, die ganz allmählich zu den im ausgewachsenen Blatte beobachteten Platten heranwuchsen.

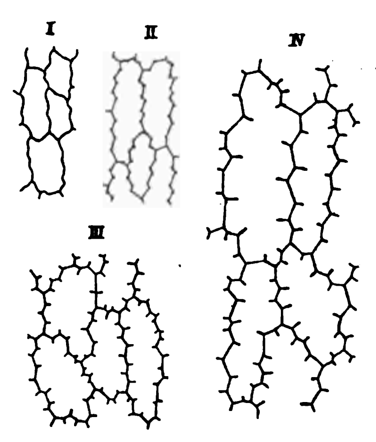


Fig. 14. Epidermiszellen von der Unterseite der Kronblätter von Oenothera chilensis in verschiedenen Entwicklungsstadien bei gleicher Vergrösserung gezeichnet.

Um nun zunächst über die Entstehung der Wellung Aufschluss zu erlangen, habe ich in dem den Beginn der Faltenbildung zeigenden Stadium die Breite der Zellen gemessen, ich fand dieselbe als Mittel aus zahlreichen Messungen 4,8 Teilstriche gross; die transversalen Ausbiegungen betrugen in diesem Falle in den meisten Fällen noch unter 1 T. und wir können somit 4,0 T. als mittleren transversalen Abstand der einspringenden Membranpartien annehmen. In einem etwas älteren Stadium fand ich für die Breite der Zellen als Mittelwert 5,9 T., die Breite des ganzen Blattes war von 11 auf 14, mithin um 27 % gewachsen. Diese

beiden Messungen stimmen somit ganz gut mit einander überein; denn wenn wir den im ersten Falle gefundenen Querdurchmesser mit 14/11 multiplizieren, so erhalten wir 6,1, also einen Wert, der nur unerheblich von 5,9 abweicht. Die transversalen Ausbiegungen der Zellen betrugen jetzt c. 2 T. Für den mittleren Abstand der einspringenden Kanten erhalten wir somit den Wert 3,9 oder 4,1. Da wir in dem jüngsten Stadium 4,0 gemessen hatten, so hat somit während dieses Stadiums eine merkliche Annäherung der einspringenden Kanten nicht stattgefunden.

Später nahm dann aber die Wellung nur noch ganz allmählich zu. Die Ausbiegungen betrugen z. B. in Zellen mit der Breite 8,2 T. nur 2,5 T. und es muss somit auch in diesem Falle die Möglichkeit zugegeben werden, dass die Wellung ausschliesslich durch zentrifugales Wachstum zu Stande kommt.

Was nun die Bildung der Membranplatten anlangt, so wurde die Breite der Zellen in dem Stadium, wo die ersten Anfänge von knopfförmigen Verdickungen sichtbar waren, wie bereits bemerkt, zu 5,9 T. bestimmt. In einem wenig älteren Blatte, bei dem die Breite der Zellen im Durchschnitt 6,7 T. betrug, fand ich nun aber bereits Membranplatten, die 1 bis 1,5 T. in das Innere der Zellen hineinragten. Wenn wir nun auch annehmen, dass die Wellung in diesem Intervalle nicht zugenommen hätte, so müsste doch offenbar, bei alleiniger Annahme von zentripetalem Wachstum, die Breite der Zellen, da die Membranplatten von beiden Seiten aus ins Lumen der Zellen hineinragen, um 2—3 T. sich vergrössert haben, da wir nun aber nur eine Zunahme von 0,8 T. beobachtet, die ausserdem höchst wahrscheinlich zum Teil noch durch Zunahme der Wellung ausgeglichen wird, so ist in diesem Falle die Annahme von ausschliesslich zentrifugalem Wachstum ausgeschlossen, und es ist wohl zum mindesten wahrscheinlich, dass die Membranplatten ausschliesslich zentripetal ins Innere der Zellen hineinwachsen.

Zu dem gleichen Resultate führten übrigens auch die an einem etwas älteren Blatte ausgeführten Messungen. In diesem Falle

betrug die Breite der Zellen im Durchschnitt 8,2 T., die Falten ragten aber um 2 T. ins Lumen der betreffenden Zellen hinein. Bei der Annahme von alleinigem zentripetalem Wachstum würde sich aber, abgesehen von der Wellung der Membranen, bei dem Beginn der Plattenbildung eine Breite der Zellen von höchstens 4,2 ergeben, während dieselbe, wie bereits bemerkt, nach den direkten Messungen 5,9 T. betrug. Hätte man dagegen nur das ausgewachsene Blatt mit dem Anfangsstadium verglichen, so wäre man allerdings zu abweichenden Resultaten gelangt. Denn ich fand hier für die Breite der Zellen 10,6 T., für die Falten 2—2,5 T., dies würde also ein Anfangsstadium von 5,6 voraussetzen, was von dem wirklich beobachteten 5,9 nur wenig abweicht.

Es folgt somit aus diesen Messungen, dass die Wellung auch in diesem Falle sehr wohl durch ausschliesslich zentrifugales Wachstum zu Stande kommen kann, dass aber die soliden Platten sich sicher zentripetal entwickeln. Diese verhalten sich somit ebenso wie die sogenannten Membranfalten der Assimilationsgewebezellen der Pinus-Nadeln. Einen unzweifelhaften Beweis für das Vorkommen rein aktiven Membranwachstums können sie aber folglich ebenso wenig liefern, wie diese, denn es gelten für sie natürlich in gleicher Weise die oben erörterten Möglichkeiten (cf. p. 219 seq.).

Linum usitatissimum.

Bei Linum usitatissimum besteht, wie schon Hiller (I, 427) ausführlich beschreibt, die auf der Oberseite der Blumenkronblätter gelegene Epidermis aus etwas in die Länge gestreckten Zellen mit stark welliger Membran. Die benachbarten Zellen greifen aber nicht wie bei der gewöhnlichen Wellung in einander, sondern berühren einander an den vorspringenden Partien, so dass grosse Intercellularräume zwischen den einzelnen Zellen entstehen, die aber, wie schon Hiller nachgewiesen, von der Cuticula überzogen werden.

Diese Intercellularräume entstehen nun, wie ebenfalls bereits

von Hiller angegeben wird, erst kurz vor der Entfaltung der Blüte durch Spaltung solider Celluloseplatten, die, wie Fig. 15, II zeigt, ins Lumen der betreffenden Zellen hineinragen. Im übrigen schienen mir jedoch die Angaben Hiller's über die Entwicklung dieser Zellen noch um so mehr der Ergänzung zu bedürfen, als dieselben ohne irgendwelche Messungen der in Frage kommenden Grössen ausgeführt waren.

Um nun zunächst die Entstehung der Celluloseplatten genau zu ermitteln, habe ich solche Entwicklungsstadien aufgesucht, die möglichst dicht vor der Bildung dieser Platten standen, und habe bei ihnen die Breite der Zellen (die Grösse a Fig. 15, I) durch direkte Messung mit dem Okularmikrometer bestimmt. Ich fand dieselbe in einem Falle als Mittel aus 29 Messungen zu 4,5 T., in einem andern als Mittel aus 45 Messungen zu 4,3 T.

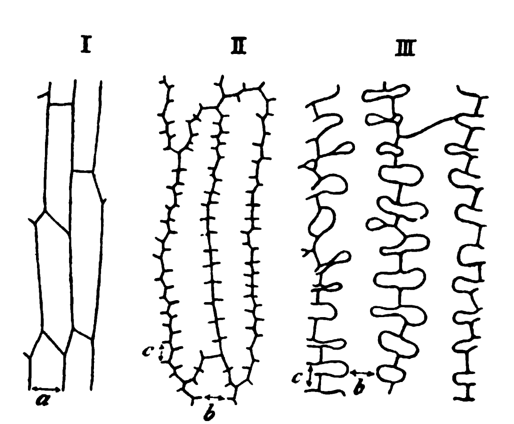


Fig. 15. Epidermiszellen von der Oberseite des Kronblattes von Linum usitatissimum in verschiedenen Entwicklungsstadien bei gleicher Vergrösserung gezeichnet.

Sodann führte ich nun an einem schon mit wohlausgebildeten Celluloseplatten versehenen Blatte in gleicher Weise Messungen aus, und zwar bestimmte ich zunächst die Breite der Zellen im Mittel zu 6,9; es hatte mithin ein erhebliches Wachstum in dieser Richtung stattgefunden. Es schien also auch in diesem Falle nicht ausgeschlossen, dass die Membranplatten zum mindesten zum Teil durch Ausstülpung entstehen. Dass dies jedoch höchstens nur zum Teil der Fall sein kann, zeigt die Messung des Abstandes der freien Enden der Membranplatten (der Grösse b Fig. 15, II). Diesen bestimmte ich in einem Falle im Mittel zu 3,0, in einem anderen zu 2,8. Der Abstand zwischen den freien Enden der Falten ist somit um 34 % geringer als die Breite der

Zellen vor der Faltenbildung, diese 34 % kommen also ganz sicher auf zentripetales Wachstum, und es ist demnach wohl überhaupt wahrscheinlich, dass die Platten ausschliesslich zentripetal wachsen und dass die zwischen den beiden Stadien liegende Breitenzunahme der Zellen die Folge von gewöhnlichem gleichmässigen Wachstum ist. Auch in diesem Falle würden also die Membranlamellen in der gleichen Weise entstehen wie diejenigen im Assimilationsgewebe der Pinusnadeln.

Um nun ferner auch über die Bildung der Intercellularen Aufschluss zu erlangen, habe ich zunächst in dem letzteren Stadium auch den longitudinalen Abstand der Platten (die Grösse c Fig. 15, II) gemessen und fand denselben im Mittel zu 2,7 T. Sodann führte ich auch in einem im Beginn der Intercellularenbildung stehenden Stadium die gleichen Messungen aus und fand, dass die Breite der Zellen noch etwas zugenommen hatte: auf 7,5 T. im Mittel, dass der transversale Abstand der Falten aber ungefähr ungeändert war und 3,0 T. im Mittel betrug; der longitudinale Abstand betrug ebenfalls im Mittel 3,0 T., hatte also unbedeutend zugenommen.

Bei einem ausgewachsenen Blatte erhielt ich nun aber für den Querdurchmesser der Zellen im Mittel 10,3 T., die Zellen waren also in dieser Richtung um 37 % gewachsen. Der Abstand der Einbuchtungen oder mit andern Worten der Durchmesser der engsten Stellen betrug nun 3,2 T., hatte sich also nicht merklich geändert, aber ebenfalls etwas (um 7 %) zugenommen. Es ist also anzunehmen, dass die vorspringenden Partien der Zellen zum mindesten ein bedeutenderes Wachstum in der Transversalrichtung besitzen als die zwischenliegenden Teile.

Zur Bestimmung des Längenwachstums der betreffenden Zellen wurde die Breite eines Vorsprunges nebst der der einen der angrenzenden Intercellularen (die Grösse c Fig. 15, III, die offenbar der Grösse c auf Fig. 15, II entspricht) durch Messung bestimmt, ich fand dieselbe zu 4,5 T., es hatte somit in dieser Richtung eine Längenzunahme von 3 auf 4,5, also um 1,5 oder 50 % stattge-

funden. So viel betrug nun übrigens auch gerade der longitudinale Durchmesser der Intercellularen, wenigstens fand ich als Mittelwert für den parallel der Längsrichtung gemessenen Durchmesser der Zellfortsätze 3,0 T. Wir sehen somit, dass die Ausbildung der Intercellularen bei Linum usitatissimum stets mit einem entsprechenden Wachstum verbunden ist, und es ist somit nicht nötig, bei der Entstehung derselben die Annahme von zentripetalem Wachstum zu machen. Es kann also auch dieser Fall nicht als Beweis für rein aktives Membranwachstum angeführt werden.

Litteraturverzeichnis.

Behrens, J., I. Zur Kenntnis einiger Wachstums- und Gestaltungsvorgänge in der vegetabilischen Zelle. Botan. Zeitung 1890. p. 81.

Berthold, G., I. Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig. 1886.

Güntz, I. Untersuchungen über die anatomische Struktur der Gramineenblätter. Leipziger Inaug.-Diss. 1886.

Haberlandt, G., I. Ueber die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen. Jena. G. Fischer. 1887.

— II. Vergleichende Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen. Pringsheim's Jahrb. Bd. 13. p. 74.

Hiller, G. H., I. Untersuchungen über die Epidermis der Blütenblätter. Pringsheim's Jahrb. Bd. XV. p. 411.

Hofmeister, Wilhelm, I. Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig. 1867.

Loebel, O., I. Anatomie der Laubblätter, vorzüglich der Blattgrün führenden Gewebe. Pringsheim's Jahrb. Bd. 20. p. 38.

Pfeffer, W. I. Studien zur Energetik der Pflanze. Abhandl. d. math.-phys. Kl. d. Sächs. Ges. d. W. Bd. XVIII. p. 151.

Strasburger, I. Ueber das Wachstum vegetabilischer Zellhäute. Histologische Beiträge. Heft 2. Jena. 1889.

Zimmermann, A., I. Ueber die mechanischen Erklärungsversuche der Gestalt und Anordnung der Zellmembranen. Diese Beiträge, Heft 2, p. 159.

— II. Die Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle. Breslau. 1887.

II.

Ueber Apiocystis Brauniana Naeg.[1]).

Von

C. Correns.

Im Mai dieses Jahres fand ich die im Titel genannte kleine Alge an Cladophora-Fäden sitzend, die dem Bassin des hiesigen (Tübinger) botanischen Gartens entnommen worden waren. Es sind hauptsächlich zwei Punkte, die mich zur vorliegenden Veröffentlichung veranlassen. Zunächst wird es aber nicht unangebracht sein, die Alge kurz zu beschreiben, da ich keine allgemeine Bekanntschaft mit derselben voraussetzen darf; ist sie doch, trotz ihres weitausgedehnten Verbreitungsbezirkes, der Europa, Asien, Neuseeland und Nordamerika umschliesst, in den einzelnen Floren durchaus nicht häufig. Ich werde dabei Gelegenheit finden, einzelne Beobachtungen, die mit den erwähnten zwei Punkten in keinem Zusammenhang stehen, einzuschieben.

Apiocystis ist eine chlorophyllgrüne, einzellige, kolonienbildende Alge, die bei den neueren Autoren (Klebs[2]), Wille[3])), zusammen mit Tetraspora, Botryococcus und einigen anderen kleinen Gattungen, die Familie der Tetrasporeen bildet.

Die bisher allein beobachtete Macrozoospore setzt sich an einem Cladophora-Faden fest und umgiebt sich mit einer doppelten

1) Nägeli, Gattungen einzelliger Algen, S. 67. Tab. II. A.

2) Ueber die Organisation einiger Flagellaten-Gruppen etc. Unters. a. d. bot. Inst. zu Tübingen Bd. II. S. 343.

3) Engler und Prantl, Natürl. Pflanzenfam. I. Teil. 2. Abt. S. 43 u. f.

Gallerthülle: einer inneren weicheren und einer äusseren dichteren. Die Kolonie hat dann birnförmige Gestalt und sitzt mit dem verschmälerten Grunde auf (Fig. 1 B), diese Gestalt behält sie, so

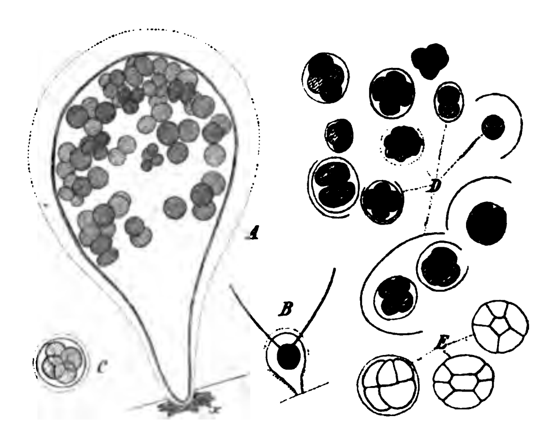


Fig. 1. Apiocystis Brauniana Naeg. A vielzellige Kolonie (300/1). B einzellige Kolonie mit Pseudocilien (300/1). C vierzellige Kolonie von oben gesehen. D, E Microzoosporenbildung in alten Kolonien.

lange sie existiert. Eine eigentliche anders reagierende Membran neben der Gallerthülle, wie sie z. B. die Desmidiaceen besitzen, fehlt den Zellen. Die Blase sitzt mit ihrem verschmälerten Grunde einer braunen, oft gelappten, dem Substrat fest angeschmiegten Scheibe auf (x in Fig. 1 A), die mit der Vergrösserung der Blase auch an Durchmesser zunimmt, nach der Auflösung der Kolonie jedoch dem Substrate anhaften bleibt. In Schwefelsäure und Kalilauge ist sie unlöslich, mit Kork- (resp. Cuticula-) Reagentien erhält man keine Färbung. Solche »Haftscheiben« kommen auch bei Characium vor (nach eigenen Beobachtungen) und wurden für diese Gattung sowie für Sciadium von Alex. Braun[1]) abgebildet. Soviel ich weiss, sind sie noch nie zum Gegenstand einer Untersuchung gemacht worden, so dass sowohl die Substanz aus der sie bestehen, als die Entwicklung gänzlich unbekannt ist.

Die erste Zelle teilt sich nun in zwei neue, meist übereinander (in der Längsaxe der birnförmigen Kolonie) gelegene Zellen, die durch weitere Wände in vier Zellen zerfallen, meist so, dass

1) Algarum unicellularium genera etc. Tab. IV, V. C. G.

diese Wände auf der ersten Wand und unter einander senkrecht stehen. Von oben gesehen bietet dann eine vierzellige Kolonie das in Fig. 1 C wiedergegebene Bild. Später ordnen sich die Zellen nach den Ecken eines Tetraeders an und vermehren sich durch successive Zweiteilung in allen Richtungen des Raumes. Die Gallerthülle vergrössert und verdickt sich in demselben Masse, als die Zellenzahl zunimmt; die Zellen bleiben stets in der Nähe der dichteren Hülle, ihre nach innen abgegebenen Teilungsprodukte rücken immer wieder an die Peripherie. So haben wir später eine grosse, birnförmige Gallertblase vor uns mit scharf abgegrenztem, weniger dichtem, gallertigem Inhalt und einer Schicht grüner Zellen, die sich stets in der Nähe der dichteren Hülle hält und oft Ringe, aus vier und acht Zellen bestehend, erkennen lässt. Die grössten von mir beobachteten Kolonien wurden 1,4 mm lang, nach Naegeli[1]) soll die Zellenzahl bis auf 1600 steigen können. Die Zellen selbst besitzen ein Pyrenoid — oder einige wenige, bis 3 —, einen grossen Kern und eine Vacuole. Diese Vacuole soll nach Fresenius[2]) und Cienkowsky[3]) kontraktil sein, und zwar gerade im ruhenden Zustand der Zelle. Ich konnte jedoch von einem Pulsieren nichts wahrnehmen.

Unter günstigen Umständen sieht man ferner von jeder grünen Zelle zwei lange farblose Wimpern ausgehen, die Hülle durchsetzen und in das umgebende Medium sich ausstrecken, im Lichtbrechungsvermögen kaum von ihm zu unterscheiden (Fig. 1 B, 2 D).

Die Vermehrung geschieht, nach dem bisherigen Stande unserer Kenntnis, nur durch Macrozoosporen, in die sich die vegetativen Zellen verwandeln. Sie treten, nach Naegeli's Beobachtung, durch eine Oeffnung[4]) in der Hüllmembran aus, sind fast

1) Gattungen einzelliger Algen, S. 67.

2) Beiträge zur Kenntnis mikroskopischer Organismen. Abhandl. herausgegeben v. d. Senckenberg. Naturf.-Gesellsch. Bd. II. S. 238.

3) Ueber Palmellaceen und einige Flagellaten. Archiv f. mikr. Anatom. Bd. IV. S. 421 (1870).

4) Ein Riss, wie Naegeli will (l. c. S. 68), kann nicht dazu dienen, weil die Oberfläche der Blase gegen die Innenfläche positiv gespannt ist, derselbe also

kugelig und tragen am farblosen Fleck zwei Cilien. Nach dem Schwärmen setzen sie sich fest, ohne zu kopulieren, und bringen neue Kolonien hervor.

Ich fand auch Microzoosporen auf. Sie entstehen durch wiederholte Teilung der vegetativen Zellen ohne Vergrösserung der Teilungsprodukte (Fig. 1 D, E) gewöhnlich durch Achtteilung, wie jene von Tetraspora nach Reinke's [1]) Angaben. Selten entstehen mehr Microzoosporen aus einer Zelle, häufig weniger, die dann grösser ausfallen, so dass man alle Uebergänge zwischen Macrozoosporen und Microzoosporen beobachten kann. Der Durchmesser der kleinsten von mir beobachteten Schwärmsporen erreichte nur 1/3 des Durchmessers der grössten, sodass ihr Volum nur 1/27 von jenem der grössten betrug. Die Messungen wurden an Schwärmsporen angestellt, die noch in der gemeinsamen Gallertblase eingeschlossen waren, es konnten also keinerlei Verwechslungen mit fremden Objekten eintreten.

Eine wirkliche Kopulation der Microzoosporen konnte ich nicht beobachten, obwohl ich sie häufig auf einander zueilen und sich gegen einander drücken sah, sie trennten sich immer wieder. Da sie stets aus einer Blase stammten, so verhinderte vielleicht allzugrosse Verwandtschaft die Vereinigung.

Die Bildung der Microzoosporen scheint durch gewisse äussere Einflüsse herbeigeführt werden zu können. So fand ich in Kulturen, bei denen die Apiocystis tragenden Cladophoren zu anderen Zwecken in Klebs' Glycose-Pepton gehalten wurden, stets Microzoosporen, zu einer Zeit, wo aus dem Freien geholte Proben keine aufwiesen.

Wir wenden uns nun zu den eingangs erwähnten zwei Punkten, die ich einer speziellen Untersuchung unterworfen habe.

---

durch diese Spannung geschlossen werden müsste. Vielleicht liegt ein Verquellen eines Blasenstückes vor.

1) Ueber Monostroma bullosum Thur. und Tetraspora lubrica Ktz. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. XI. S. 531 (1878).

I. Die Pseudocilien.

So nenne ich die bereits kurz erwähnten Wimpern, die sich an den vegetativen Zellen beobachten lassen, weil sie sich von den echten Cilien der Schwärmsporen auch noch durch weitere Merkmale, als durch ihre Bewegungslosigkeit, unterscheiden, so gross auch zunächst die habituelle Aehnlichkeit zu sein scheint.

Als ich die Pseudocilien zuerst auffand, glaubte ich etwas ganz Neues vor mir zu haben, denn von ihrer Existenz bei Apiocystis (und Tetraspora) ist in den besten systematischen Büchern, auch der neuesten Zeit [1]), nichts zu finden, obwohl sie auffällig genug sind. Erst später, als meine Untersuchung im wesentlichen abgeschlossen war, entdeckte ich, dass sie schon lange bekannt sind. Der erste, der solche Wimpern an ruhenden Algenzellen gesehen hat, ist Thuret [2]), der sie für Tetraspora beschreibt und abbildet. Reinke [3]) hat dann später mit Unrecht diese Wimpern für Bakterienfäden ausgegeben. Wie meine Nachprüfung ergab, lassen sich bei Tetraspora oft unschwer durch Tinktion mit Karbolfuchsin zwei Wimpern an jeder Zelle nachweisen, freilich nicht immer, denn entweder reissen sie leicht von der Zelle ab und bleiben in der Gallerte stecken, oder sie fehlen manchmal ganz. Ihr Bau entspricht genau dem der gleichen Organe bei Apiocystis, ich gehe daher nicht weiter auf sie ein.

Etwas später hat dann Fresenius [4]) bei Apiocystis zwei meist sehr lange, zarte Wimpern in Verbindung mit jeder Zelle der

1) Rabenhorst, Flora europaea algarum etc. Bd. III, p. 43. — Kirchner, Die mikroskopische Pflanzenwelt des Süsswassers. II. Aufl. S. 17 (1891). — Wille, Tetrasporaceae, in Engler und Prantl, Natürl. Pflanzenfam. I. Teil, 2. Abt. S. 43 u. f.

2) Recherches sur les zoospores des Algues. Ann. des sc. nat. Bot. III. Série p. 249 und Tab. 21. Fig. 7. (1850).

3) l. c. S. 543. Die Cilien sollen erst vor der Schwärmerbildung entstehen.

4) Beiträge zur Kenntnis mikroskopischer Organismen. Abhandl. d. Senckenberg. naturf. Gesellsch. Bd. II, S. 238 (1856—58).

Kolonie gesehen. Auch Henfry [1]) scheint sie gesehen zu haben, da er von »delicate ciliary processes« auf der Aussenseite der Gallertblasen spricht, die zuweilen zu beobachten seien. Noch später hat Cienkowsky [2]) die Wimpern bei Tetraspora wieder aufgefunden und abgebildet. Cohn [3]) und L. Klein [4]) haben dann ihre Existenz verwandt, um ihre Träger als Zwischenglieder zwischen Volvocineen und einzelligen, grünen Organismen von anerkannt pflanzlicher Natur hinzustellen, indem sie sie als bewegungslose Schwärmsporencilien auffassten. Eine genaue Untersuchung über ihre Beschaffenheit fehlt noch immer, man weiss nur, dass sie sehr lang werden können, dünn sind und stets unbeweglich erscheinen.

In allen normal entwickelten Kolonien, von den einzelligen bis zu den vielzelligsten, besitzt jede grüne Zelle, so lange sie vegetativ ist, zwei lange Wimpern, die Pseudocilien. Eine Ausnahme machen nur Zellen, die im Begriffe sind, sich zu teilen, hier hat jede von den entstehenden Tochterzellen zunächst nur eine Wimper, wie es Figur 2 D zeigt. Die Pseudocilien lassen sich in günstigen Fällen auch ohne Anwendung von Färbemitteln auf ihrem ganzen Weg von der Zelle durch die umgebende Gallerte und die Hülle hindurch, hinaus in's umgebende Wasser, verfolgen. Sie zeigen absolut keine Bewegung, gewöhnlich gerade ausgestreckt, biegen sie sich bereits durch geringe Wasserströmungen im Präparat und geraten dadurch leicht in Verwirrung.

Deutlich sichtbar werden die Pseudocilien durch die Einwirkung von absolutem Alkohol, der ihnen unter starker Kontraktion den grössten Teil ihres Imbibitionswassers entzieht, wo-

---

1) Notes on some Fresh-Water Confervoid Algae, new to Britain. Transact. of the Microsc. Soc. Vol. IV. p. 53 (1856).

2) Ueber Palmellaceen und einige Flagellaten. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. IV. S. 421 (1870).

3) Die Entwicklungsgeschichte der Gattung Volvox. Cohn's Beiträge Bd. I. Heft III. S. 96.

4) Morphologische und biologische Studien über die Gattung Volvox. Pringsh. Jahrb. Bd. XX. S. 202. Klein spricht sich übrigens viel reservierter aus als Cohn.

durch sie einen höheren Brechungsindex gewinnen. Der feinere Bau kann aber nur mit Hilfe von Färbemitteln klargelegt werden. Die besten Resultate erhielt ich mit Karbolfuchsin, bei vorheriger Fixierung durch Osmiumsäuredämpfe. Handelt es sich bloss darum, die Gegenwart der Pseudocilien zu demonstrieren, ohne ihren Verlauf durch die Gallertblase in allen Feinheiten nachweisen zu sollen, so leistet eine verdünnte wässerige Lösung von Methylenblau gute Dienste. Die Einlagerung des Farbstoffes ist mit Volumabnahme verbunden, die sich auch in Verkrümmungen äussert. Dadurch und durch die Strömungen im Präparat verwirren und verfilzen sich die einzelnen Fäden sehr leicht.

Fig. 2 A stellt eine mittelgrosse Kolonie mit ihren Wimpern dar, Fig. 2 B eine ganz junge, vierzellige, stärker vergrössert.

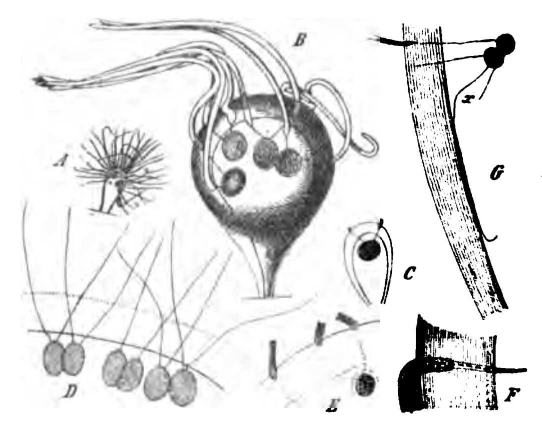


Fig. 2. Apiocystis Brauniana Naeg. A mittelgrosse Kolonie mit den durch Methylenblau gefärbten Pseudocilien, schwach vergrössert (60/1). B vierzellige Kolonie mit den Pseudocilien, Tinktion mit Karbolfuchsin, stark vergrössert (400/1). C einzellige Kolonie, die Pseudocilien abgerissen, Färbung mit Karbolfuchsin. D Pseudocilien vom Rande einer lebenden Kolonie. E, F Durchtritt der Pseudocilien durch die Gallerthülle. G zwei Zellen, von deren Pseudocilien eine (x) die Gallerthülle nicht durchbohrt hat. E—G Färbungen mit Karbolfuchsin.

Die Pseudocilie lässt, mit Karbolfuchsin gefärbt, zwei Bestandteile unterscheiden (Fig. 2 F): einen zentralen, sehr dünnen, intensiv gefärbten Strang, der mit der ebenso intensiv gefärbten Plasmamasse der Zelle in Zusammenhang steht, im übrigen aber gewöhnlich in einzelne Stäbchen und Körnchen aufgelöst erscheint, und eine schwächer gefärbte Gallertscheide. Diese Scheide, von

kreisrundem Querschnitt, umgiebt den über die Gallertblase hervorstehenden Teil des Zentralstranges in ziemlicher Mächtigkeit, sie keilt sich in der Wandung der Gallertblase aus, bald rascher, bald allmählicher; der unterste, die weichere Gallerte durchsetzende Abschnitt der Pseudocilie besitzt keine deutliche Scheide (Fig. 2 E, F). Wie der optische Querschnitt lehrt, nimmt vorzüglich eine peripherische Schicht der Scheide den Farbstoff auf. — Die Hüllmembran färbt sich viel schwächer, so dass das deutlicher gefärbte, in ihr steckende Scheidenstück gut gegen sie absticht, die innere weichere Gallerte und vor allem die hin und wieder einzelne oder einige wenige Zellen umgebenden Blasen färben sich dagegen wieder stärker.

Der zentrale Strang ist jedenfalls plasmatischer Natur; das lehrt sein direkter Zusammenhang mit dem Plasmaleibe der Zelle und seine intensive Färbung mit gewissen Anilinfarbstoffen und mit Essigsäure-Karmin, der die Scheide und die Blase wie die von dieser umschlossene weichere Gallertmasse gänzlich ungefärbt lässt.

Was ich über die Entwicklungsgeschichte der Pseudocilien geben kann, besteht einstweilen nur in Schlüssen aus dem fertigen Zustande, denn trotz aller darauf verwandten Mühe konnte ich ihre Bildung nicht direkt beobachten. Auch Kulturversuche unter dem Mikroskop, nach Nägeli's[1]) Vorgang angestellt, lieferten keine brauchbaren Resultate.

Die Schwärmspore besitzt an ihrem vorderen, farblosen Fleck zwei Cilien. Zunächst möchte man vermuten, die Pseudocilien entständen aus diesen wahren Cilien durch Verlängerung und Scheidenbildung. Eine direkte Beobachtung liegt nicht vor. Cienkowsky spricht zwar von einem »Beibehalten der Cilien im Ruhezustande« bei Tetraspora, ohne dass man jedoch aus seiner allzukurzen Darstellung die Ueberzeugung gewinnt, er habe den Vorgang wirklich beobachtet. Es ist im Gegenteil in hohem Grade unwahrscheinlich, dass die Pseudocilien aus den echten Cilien hervorgehen. Denn die Schwärmspore wird sich hier wie

1) Naegeli und Schwendener, Mikroskop, II. Aufl. S. 467.

in allen übrigen, mir aus der Litteratur bekannten Fällen mit dem farblosen Teil, dem Teil, der die Cilien trägt, festsetzen [1]), während die Pseudocilien bei allen beobachteten einzelligen Kolonien gerade am entgegengesetzten Ende aufsassen. An eine Wanderung der echten Cilien nach oben ist doch kaum zu denken, so bleibt nur die Annahme übrig, dass sie verschwinden und die Pseudocilien vollkommene Neubildungen sind.

Die Annahme einer Neubildung bei Entstehung des ersten Pseudocilienpaares einer Apiocystis-Kolonie ist gar nicht unwahrscheinlich, weil man solche Neubildungen während der späteren Entwicklung der Kolonie doch annehmen muss. Das Heranwachsen vom einzelligen zum vielzelligen Zustand ist eine unumstössliche Thatsache. Mit den wiederholten Teilungen, die die Zellenzahl in einer Blase allmählich auf mehr als tausend bringen können, muss auch eine Vermehrung der Pseudocilien Hand in Hand gehen. Denn bis zu dem Zeitpunkt, wo die Umwandlung der vegetativen Zellen in Schwärmsporen vor sich geht, besitzt jede zwei Wimpern. Wie geht nun die notwendige Vermehrung vor sich? Alles, was ich beobachten konnte, war, dass die, die Teilung einleitende, schwache Einschnürung einer Zelle meist zwischen den zwei Pseudocilien hindurchzugehen schien, so dass jede der neuentstehenden Zellen eine der alten Wimpern erhielt [2]). Sobald die Teilung vollendet war, noch vor der vollkommenen Abrundung der Tochterzellen, liessen sich dann an jeder Zelle wieder zwei Wimpern nachweisen. Durch Längsspaltung der einen alten kann die Vermehrung nicht wohl ausgeführt werden; eine solche Annahme führte zu unübersteiglichen Schwierigkeiten, schon allein, wenn man sich das Verhalten der sich spaltenden Cilie in der Hüllmembran konstruieren wollte, die so feste Konsistenz besitzt,

---

1) Naegeli sagt l c. S. 67 ausdrücklich, dass sich die Schwärmsporen mit der »Wimperstelle« festsetzen. Zuviel Gewicht möchte ich jedoch auf diese gelegentliche Bemerkung nicht legen, obwohl ich sie für zutreffend halte.

2) Eine Ausnahme bilden die ersten Teilungen der jungen Apiocystis-Kolonie.

dass sie beim Zerquetschen scharfkantige Risse bildet. Die andere Möglichkeit, die vollständige Neubildung einer zweiten Pseudocilie lässt sich eher konstruieren. Der hervorwachsende Plasmafaden könnte, vielleicht durch Fermentabscheidung, die Gallerthülle wohl durchbrechen. Für eine Neubildung spricht auch eine gelegentlich beobachtete Abnormität (Fig. 2 G). Von den zwei Pseudocilien einer Zelle, die noch nah bei einer zweiten lag, ging die eine ganz normal durch die Gallerthülle hindurch, die zweite (x) dagegen zuerst auf die Membran zu und dann an ihr entlang hinab; die Spitze war wieder abgekrümmt. Die Gallertscheide fehlte, es war nur der plasmatische Zentralstrang nachweisbar. Dieses Bild kann meines Erachtens nur durch vollständige Neubildung, nicht durch Teilung der Pseudocilien erklärt werden; die hervorwachsende Wimper konnte einmal die Gallerthülle nicht durchbrechen.

Die normalen, aus der Hüllmembran hervordringenden Zentralstränge bekleiden sich mit einer Gallerthülle; dass diese Ausscheidung noch ein Stück weit in die Hüllmembran zurückgreift, hat nichts besonderes auf sich. Wie die eben erwähnte Abnormität zeigt, ist die Berührung mit dem umgebenden Wasser die Ursache, die die Scheidenbildung veranlasst. Bleibt die Pseudocilie im Innern der Blase, so unterbleibt sie. Später wächst die Gallertscheide aktiv weiter, denn in älteren Pseudocilien ist, wie wir sahen, der zentrale Plasmastrang zerrissen und in lauter kleine Stäbchen und Körnchen getrennt. In der ungefärbten Pseudocilie müssen die Plasmareste noch weiter von einander entfernt liegen, weil sich die Gallertscheide unter der Einwirkung der Farbstofflösung zusammenzieht, die einzelnen Plasmareste also bei der Färbung einander genähert werden. Das Zerreissen des Zentralstranges der ganzen Länge nach zeigt, dass das aktive Wachstum der Scheide ihrer ganzen Länge nach verteilt ist. Ich werde später zeigen, dass die Vergrösserung der Gallertblase auf solchem aktiven, vom Plasma nur indirekt abhängigen Wachstum beruht. Dort ist die Möglichkeit, die Volumzunahme beruhe auf

Imbibition (»Quellung« der Autoren) ausgeschlossen, hier ist sie nur sehr unwahrscheinlich, und da wir für die Erklärung der Vergrösserung der Hüllblasen doch zur Annahme eines aktiven Wachstums greifen müssen, so ist es das Einfachste, wir nehmen es auch für die Gallertscheiden der Pseudocilien an.

Ueber das Verhalten der Pseudocilien während der Umwandlung der vegetativen Zellen in Macrozoosporen oder Microzoosporen kann ich einige direkte Beobachtungen mitteilen. Man findet bei Kolonien, deren Zellen bereits zu schwärmen begonnen haben, sich aber noch innerhalb der Gallertblase bewegen, nach der Färbung mit Karbolfuchsin auf dem Objektträger, die Pseudocilien unverändert in der Gallerthülle stecken, ja auch noch in's Innere der Blase hineinragen, aber ohne Zusammenhang mit den Schwärmsporen bleiben. Die echten Cilien der schwärmenden Zellen sind also keine »aktivierten« Pseudocilien, was, wegen ihres bereits geschilderten Baues, von vornherein nicht annehmbar erschien. Von einer »Reaktivierung« kann natürlich noch weniger die Rede sein. Bei der Bildung der Microzoosporen werden die Zellteilungen nicht von Neubildungen von Pseudocilien begleitet; ihre echten Cilien müssen also auch neu entstehen.

Aus all dem Gesagten geht zur Genüge hervor, dass man die »Cilien« der ruhenden Generation von Apiocystis (und Tetraspora) nicht als unbeweglich gewordene Schwärmsporencilien, sondern als Organe eigener Art auffassen muss, für die ich eben den Namen »Pseudocilien« vorschlage. Ja, wenn meine Vermutungen über ihre Entstehungsweise sich als richtig herausstellen, so besteht überhaupt kein Zusammenhang zwischen beiden Organen und die Pseudocilien finden in gewissen Algenhaaren nähere Analoga als in den ächten Schwärmsporencilien. — So könnte man sie mit den — verzweigten — Gallertborsten von Dicranochaete reniformis Hieron. [1]) vergleichen, selbst mit den Borsten von Aphanochaete-Arten. Die Schleimhaare von Gloeochaete kenne

1) G. Hieronymus, Ueber Dicranochaete reniformis Hieron., eine neue Protococcacea des Süsswassers. Cohn's Beiträge, Bd. V. S. 351.

ich nicht. — Ein einziges Mal fand ich eine Pseudocilie, deren frei hervorragender Teil gegabelt war. Cienkowsky[1]) bildet eine gegabelte Pseudocilie von Tetraspora ab.

Für die Auffassung von Apiocystis, Tetraspora und verwandten Algen[2]) als Bindeglieder zwischen den Volvocineen und den echten Chlorophyceen, die sich gerade auf die Anwesenheit der Pseudocilien stützt, wäre die Entscheidung über die Art ihrer Entstehung besonders wichtig. Ist meine Annahme die richtige, so ist diese Auffassung aufzugeben. Die Anwesenheit der Gallertscheide um den plasmatischen Zentralstrang der Pseudocilie würde für sich allein kein Argument dagegen bilden können.

II. **Das Wachstum der Gallertblasen.**

Die Gallerthülle, die die ganze Kolonie umgiebt, ist nach innen zu, gegen die weichere Gallerte und die Zellen, immer scharf abgegrenzt durch eine etwas stärker brechende Lamelle, die in die Hauptmasse der Blase allmählich übergeht. Nach aussen zu ist bei älteren Kolonien ohne die Zuhilfenahme von Färbemitteln oft keine Grenze gegen das umgebende Wasser nachzuweisen, wohl eine Folge der Ansiedelung von Bakterien, von denen man oft einzelne Stäbchen tief in die Wandung eingebohrt findet.

Die Gallertblase vergrössert sich im gleichen Masse, in dem die Zellenzahl der Kolonie zunimmt; sie wächst sowohl in die Fläche als in die Dicke. In einer früheren Arbeit[3]) habe ich diesen bereits von Nägeli[4]) theoretisch verwerteten Vorgang kurz besprochen, ohne jedoch aus Mangel an geeignetem Material wesentlich mehr bieten zu können. Dies will ich nun nachholen.

---

1) l. c. Taf. XXIII. Fig. 8.

2) Von den bei Wille (l. c. S. 43 u. f.) als Tetrasporaceen zusammengefassten Algengattungen konnte ich bisher, ausser Apiocystis und Tetraspora, nur noch Mischococcus Näg. und Dactylococcus Näg. im lebenden Zustand untersuchen, sie haben keine Pseudocilien.

3) Ueber Dickenwachstum durch Intussusception bei einigen Algenmembranen. Flora 1889. S. 23 des S. A.

4) Stärkekörner. Pflanzenphysiol. Untersuch. 2. Heft. S. 283.

Zunächst gebe ich einige Zahlen, aus denen die Grösse der Volumzunahme hervorgeht. Da es sich nur um Werte handelt, die unter einander vergleichbar sein sollen, so habe ich die Reduktion der abgelesenen Teilstriche des Mikrometers auf μ unterlassen. Aus demselben Grunde gebe ich als Oberfläche der Blase das Quadrat der Hälfte der gemessenen Länge der Kolonie, als Volum (v) die Differenz zwischen dem Kubus der halben Länge (r) und dem Kubus dieser halben Länge (r), vermindert um die gemessene Dicke (d) der Hüllmembran $[v = r^3 - (r-d)^3]$.

		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Zellenzahl der Kolonie		2	4	8	viele	viele	viele	viele	viele
Länge	der Gallertblase	12	13	18	24	37	37	59	161
Breite	der Gallertblase	8	7,5	10	18	24	22	32	—
Dicke	der Gallertblase	1	1	1,6	2;3	3	4	5,2	9
Oberfläche	der Gallertblase	36	42	81	144	342	342	870	6480
Volum	der Gallertblase	91	109	324	815	2608	3283	11 323	156 135
	oder	1 :	1,2 :	3,6 :	8,9 :	28,7 :	36,1 :	124,4 :	1715,7

Wir haben also hier eine Volumzunahme von 1 auf 1715,7 vor uns. Dabei gehört die grösste gemessene Kolonie noch lange nicht zu den grössten beobachteten, bei denen aber die äussere Abgrenzung der Blase zu undeutlich wurde, als dass sich ihre Dicke hätte genau bestimmen lassen.

Die Volumzunahme lässt sich in eine Zunahme der Oberfläche und eine der Dicke zerlegen. Als Ganzes überwiegt die Oberflächenzunahme natürlich über die Dickenzunahme, sie verhalten sich wie 1 : 180. Dagegen werden die einzelnen Teilchen in radialer Richtung weniger weit auseinandergeschoben, wie in tangentialer, in der ersteren auf das Neunfache der anfänglichen Entfernung, in der anderen auf das Dreizehnfache.

Wie kommt nun diese Volumzunahme zu Stande?

Aus dem schon beschriebenen Bau der Kolonie geht sogleich hervor, dass ein Wachstum der Gallerthülle vom Plasma aus durch *Apposition*, sei es nun lamellare oder molekulare Apposition, nicht zu denken ist. Schon bei den einzelligen Kolonien ist die Hüllmembran durch eine dicke Schicht schwächer bre-

chender Gallerte von der Zelle getrennt (Fig. 1 B, 2 C). Auch späterhin grenzt sie stets mit einem ganz scharfen, ebenen Kontur an die füllende Gallerte, die grünen Zellen berühren sie in keinem Punkte und besitzen häufig eigene Gallerthüllen.

Die Volumzunahme kann auch nicht auf ein »Aufquellen« zurückgeführt werden, dazu ist sie zu bedeutend. Einer Vergrösserung von 1 auf 1716 entspräche eine Substanzabnahme von 50% des Anfangsstadium auf 0,03 % des Endstadium. Es sind ausserdem gar keine merklichen Unterschiede im optischen Verhalten der jungen und alten Blasen vorhanden. Auch zeigt die Einwirkung von absolutem Alkohol keine merklichen Wassergehaltsdifferenzen an. Ich habe früher gezeigt, dass die Wasserentziehung auf diesem Wege das Volum zwar nicht so stark reduziert, wie das Austrocknen, weil der Alkohol teilweise imbibiert wird, dass die Volumabnahme aber doch im allgemeinen proportional dem Wassergehalte ist[1]). Ich teile hier einige meiner einschlägigen Messungen mit, die Berechnung wurde in der früher (S. 253) angegebenen Weise ausgeführt.

			I	II	III	IV
Zellenzahl der Kolonie			8	13	viele	viele
Länge	der Gallertblase	in Wasser	17	30	37	59
»		in Alkohol	12	21	27	44
Breite		in Wasser	11,5	18,5	22	32
»		in Alkohol	10	15	17	—
Dicke		in Wasser	1,9	4	4	5,2
»		in Alkohol	0,9	2,4	3	3
Oberfläche		in Wasser	7,2	225	342	870
»		in Alkohol	36	110	182	484
Volum		in Wasser	327	2044	3283	11 323
		oder	1 :	6,25 :	10,02 :	34,6
»		in Alkohol	83	627	1302	3789
		oder	1 :	7,56 :	15,7 :	45,65
Das bleibende Volum beträgt			25,4 %	30,7%	33,5 %	33,5 %

1) l. c. S. 14.

Mit dem zunehmenden Alter der Kolonie scheint ausser der absoluten auch noch eine relative (prozentische) Substanzzunahme vor sich zu gehen, jedenfalls enthalten die Blasen der alten Kolonien nicht merklich mehr Wasser als die der jungen.

Da weder Appositionswachstum in irgend einer Form noch Wasseraufnahme die Volumzunahme bedingen kann, so muss sie auf anderem Wege, durch Substanzaufnahme von Seiten der Hüllmembran selbst, zu Stande kommen.

Es liegt nun nahe, mit Wiesner einen Gehalt an lebendem Plasma in den Blasen anzunehmen, der das Wachstum besorgt, sei es durch Umwandlung des Plasmas in Gallertsubstanz oder durch Ausscheidung derselben von Seiten des Plasma. Dazu ist jedoch sogleich zu bemerken, dass man auf keine Weise eine Eiweissreaktion gebende Substanz in den Hüllen nachweisen konnte. Jod färbt sie absolut nicht; mit Millon's Reagens, das auf seine Wirksamkeit geprüft worden war, erhielt ich ebenfalls gar keine Färbung; die Xanthoproteinreaktion missglückte stets, ebenso die Reaktion mit Zucker und Schwefelsäure. Auch die so geringe Färbbarkeit der Gallertsubstanz mit gewissen Anilinfarbstoffen könnte gegen die Annahme der Anwesenheit von Plasma in der Membran angeführt werden, wenigstens von jenen Forschern, die umgekehrt aus der Färbbarkeit mit diesen Stoffen die Anwesenheit von eiweissartigen Substanzen beweisen wollen.

Es kamen stets lebende, wachsende Kolonien zur Untersuchung, die auf keine Weise vorbehandelt werden mussten, und deren Blasen bei Ausführung der Reaktion auf keine Weise »zerflossen«, so dass keiner der Einwände, die Wiesner[1]) Cramer[2]) gegenüber vorbringt, hier Geltung besitzen kann. Cramer hatte berechnet, dass das Volum der Mantelscheiden von Neomeris Kelleri auf mehr als das 300fache zunehmen kann, ohne dass eine Möglichkeit für Appositionswachstum vorhanden ist. Er hatte

1) Die Elementarstruktur etc. S. 157.

2) Ueber die verticillierten Siphoneen, besonders Neomeris und Bornetella, S. 36 (1890).

die wachsenden Mantelscheiden mit Millon's Reagens geprüft und keine Eiweissreaktion erhaltên. Wiesner hat dann an authentischem Material ebenfalls keine Reaktion erhalten können, dieses negative Resultat aber für belanglos erklärt. — Meine früheren Beobachtungen und Berechnungen, wie die Nägeli's, aus denen eine Volumzunahme bis auf das 2000fache hervorgeht, übergeht Wiesner mit Stillschweigen.

Wir können daher, wenigstens für den vorliegenden Fall, ruhig von dem Wiesner'schen lebenden Plasma in der Membran absehen. Und damit kommen wir, wenigstens für unseren Fall, auf das Intussusceptionswachstum im alten Sinne, im Sinne Nägeli's, zurück. Das Material für das Wachstum liefern die grünen Zellen der Kolonie, der Weg, den es zurücklegen muss, um in die Gallertblase zu gelangen, ist ziemlich weit, er geht durch eine dickere oder dünnere Schicht von weicher Gallerte hindurch. Will man plasmatische Bahnen für das Baumaterial haben, so kann man an die Zentralstränge der Pseudocilien denken, die die Zelllumina mit der Gallertblase verbinden. Nötig ist eine solche Annahme gerade nicht, denn die primäre Gallertblase einer Gloeocapsa-Kolonie vergrössert ihr Volum ohne solche direkt nachweisbare plasmatische Bahnen, von den Zellen aus durch die zahlreichen verschieden alten (sekundären) Hüllen hindurch zu der fast allein an Volum zunehmenden primären Blase [1]).

Die Art und Weise, wie das Material in die Blase aufgenommen wird, in ihr aufgeht, entzieht sich unseren Blicken. Feste Bausteine können nicht eingeschoben werden, das Wachstumsmaterial muss als Lösung eintreten, denn nur so kann es wandern. Ein Beispiel für die Möglichkeit einer — molekularen oder micellaren — Fixierung eines von aussen gebotenen Materiales bie-

1) Nur gewisse Arten, z. B. Gloeocapsa rubicunda Kg., nigrescens Näg., atrata Kg., zeigen dieses Verhalten, andere Arten, wie die von Schmitz und Strasburger besprochene Gloeocapsa polydermatica Kg. zeigen kein so überwiegendes Wachstum der primären Blase.

ten die ausgezeichneten Untersuchungen von Klebs[1]) über das Verhalten der Gallertscheiden gewisser Zygnemaceen und anderer Algen in Glycose-Pepton. Klebs sah bekanntlich die Scheiden in einer Lösung, die 1 % Traubenzucker und 0,5 % Pepton enthielt, sich verdichten durch Einlagerung einer bestimmten Substanz, die weder Glycose noch Pepton war, und dies unabhängig vom Leben der Zelle, also nur durch die gegebene physikalische und chemische Konstitution der Scheide selbst.

Aehnlich kann sich der Prozess auch bei den Gallerthüllen von Apiocystis, bei den Gloeocapsafamilien, den Scytonemafäden, bei Neomeris gestalten. Dass bei den Versuchen Klebs' nur eine Verdichtung, keine Volumzunahme der Scheide eintrat, beweist nichts gegen eine solche Annahme, ist doch der eingelagerte Körper mit der Scheidensubstanz nicht identisch. Glycose und Pepton werden wohl nicht die von den grünen Zellen gelieferten Membran bildenden Stoffe gewesen sein. Gelänge es, für die Zygnemen die richtige Lösung, d. h. das richtige Einlagerungsmaterial zu finden, jenes, das von dem Plasmaleib der Zelle geliefert wird, so würde sich vielleicht auch ein Dickenwachstum der Scheiden toter Zellen erzielen lassen. Ich sage: vielleicht, weil möglicherweise das Maximum für die Dicke der Gallertscheide einer bestimmten Spezies normiert ist. Eine solche Normierung vom inneren (micellaren) Bau abhängig, könnte begreiflich erscheinen, ist doch die bestimmte Dicke der vom Plasmaleibe aus ernährten Gallertscheiden kaum durch die stärkere oder schwächere Ernährung ursächlich bedingt. — Bei Apiocystis lässt sich durch Kultur in Glykose-Pepton keine Verdichtung der Gallertblase erzielen, wie ich mich bei wiederholten Versuchen überzeugen konnte. Das darf natürlich auch nicht als Beweis gegen die oben geäusserte Ansicht über das Wachstum derselben angeführt werden.

Ich glaube also, dass die jedenfalls vorhandene beträchtliche Volumzunahme der Gallertblase um die Apiocystis-Kolonie auf

1) Ueber die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten. Untersuch. a. d. bot. Inst. zu Tübingen, Bd. II, S. 359.

einer aktiven Einlagerung von neuem, von den grünen Zellen gelieferten Materiale von Seiten der Substanz der Blase selbst beruht. Die Verteilung der Einlagerung ist durch die Struktur der Hüllmembran gegeben; diese Struktur wird auf ihre Entstehung in (kaum auf) der peripherischen Schicht des Plasma der Schwärmspore zurückzuführen sein. Die Einlagerung selbst können wir uns genau nach dem Schema vor sich gehend vorstellen, das von Nägeli seinerzeit entwickelt wurde: micellarer Bau der Gallertblase, etwa aus in radialer Richtung gestreckten Micellen [1]), eine Vergrösserung der vorhandenen Micellen durch Appositionswachstum und einer Neubildung von Micellen, wenn die Bedingungen hiefür gegeben sind. Die Thatsache, dass bei Behandlung der Gallertblasen mit absolutem Alkohol die Kontraktion in der radialen Richtung meist etwas geringer ausfällt, als in den tangentialen, spricht für die Anwesenheit radial gestreckter Bausteine.

Ich hatte gehofft, bei dem Flächenwachstum der Apiocystisblasen die Mithilfe einer Dehnung ausschliessen zu können, jedoch ohne Erfolg. Direkt könnte der Turgor ja jedenfalls keine Rolle spielen. Eine Dehnung kann nur von der umschlossenen weicheren Gallertmasse ausgeübt werden, entweder direkt, indem bei ihrer Bildung ihre Wasserkapazität nicht voll befriedigt wurde, durch »Aufquellen«, oder indirekt, indem sie, durch die Volumzunahme (und Vermehrung) der eingebetteten grünen Zellen, infolge ihrer geringen Komprimierbarkeit einen Druck auf die Blase ausübt. In der That scheint nach einigen Beobachtungen die ganze Blase gegenüber dem umschlossenen Inhalt negativ gespannt zu sein. Es ist also wahrscheinlich eine Dehnung vorhanden. Ob sie irgend

1) Dass ich auch nach den neuesten Publikationen Wiesner's mich nicht veranlasst sehe, die Micellartheorie aufzugeben, brauche ich wohl kaum besonders zu begründen. Die Verhältnisse, für die sie geschaffen worden ist, die Quellungs- und Imbibitionserscheinungen, bestehen noch ebenso fort wie früher. Das »quellungsfähige Dermatosom« Wiesner's muss ebenso gut aus Micellen aufgebaut sein, wie ein entsprechend kleines Membranstück, nach Nägeli. Eine Membran mag sich in Dermatosomen zerlegen lassen oder nicht, wie z. B. die Gallertblasen unserer Apiocystis-Kolonien, zuletzt sind ihre wirklichen Bausteine doch immer Micelle.

eine Bedeutung für das Wachstum besitzt, wenn auch nur eine formale, ist eine weitere Frage [1]). Wahrscheinlich ist das nicht, wenigstens wenn wir an die nachträgliche Verlängerung der Pseudociliensscheide (S. 250) denken, wo weder Turgor noch eine andere Dehnung mitwirken kann. Hier wenigstens haben wir sicher ein Beispiel für Flächenwachstum ohne Dehnung vor uns.

Die Oberfläche der Blase ist gegen die inneren Schichten positiv gespannt. Wird die Blase durch Druck zersprengt, so klafft der Riss nicht, er schliesst sich, die Ränder krümmen sich sogar nach innen, wenn er gross genug ist. Ich muss es unentschieden lassen, ob stärkeres Flächenwachstum oder partielles Aufquellen der Oberfläche hieran Schuld ist und die interessante Thatsache muss deshalb unverwertet bleiben.

Es verdient hervorgehoben zu werden, dass wir bei den sicher beobachteten Fällen von beträchtlichem Wachstum einer Lamelle durch Intussusception (Gloeocapsa, Apiocystis, Petalonema, Neomeris) ohne nachweisbaren Gehalt an lebendem Plasma, stets Fälle vor uns haben, wo es sich nur um Vergrösserung einer gegebenen Form, nicht um Neugestaltung — z. B. Auswachsen eines Fortsatzes — handelt. Dies tritt uns besonders deutlich bei Apiocystis und Gloeocapsa (sowie wohl auch bei Neomeris) vor Augen, die Gallertblase der einzelligen Kolonie hat schon die Form, in der sie die tausendzellige umschliesst. Die Gestaltsänderung, welche die älteren Gallerttrichter bei Petalonema erfahren, lässt sich gut durch rein mechanische Einwirkungen bedingt auffassen. Ob zu einer Formänderung die direkte Einwirkung von lebendem Plasma nötig ist, die Berührung mit demselben oder gar ein Einwandern, wie sie Strasburger angenommen hat, bleibt noch zu entscheiden. Vielleicht kann das Plasma auch aus der Entfernung den Anstoss zu der Neugestaltung ausüben.

---

1) Vergleiche hierzu die ausgezeichneten Darlegungen Pfeffers in seinen »Studien zur Energetik der Pflanze«. Abhandl. d. math. phys. Klasse d. kgl. sächs. Gesellsch. d. Wiss. Bd. XVIII. S. 213 ff.

12.

Zur Kenntnis der inneren Struktur einiger Algenmembranen.

Von

C. Correns.

Mit Tafel V u. VI.

Der erste, der sich eingehender mit dem inneren Bau der Algenmembranen beschäftigte, ist J. G. Agardh. Er hatte die Streifung derselben entdeckt, zunächst bei Codium Bursa (L.) [1]), dann bei Cladophora- und Chaetomorpha-Arten sowie bei einigen Florideen, und wollte aus seinen Beobachtungen den Schluss ziehen, die Membranen der betreffenden Algen und der pflanzlichen Zellen überhaupt seien aus Fasern und Bündeln solcher Fasern aufgebaut [2]). Diese Ansicht wurde dann einer eingehenden kritischen Prüfung unterzogen von Mohl [3]), der hauptsächlich Chaetomorpha Melagonium (W. u. M.) untersuchte, die Faserbündel Agardh's auf grobe Faltungen der Membran, die Fasern aber auf Streifung zurückführte, die in zwei auf einander senkrechten Richtungen verlaufe. Wigand [4]), der ausser Chae-

---

1) Algae maris mediterranei et adriatici. Paris 1842. Drei Jahre später erwähnt Thuret (Note sur les spores de quelques Alques, Annal. d. Sc. nat. Botan. Ser. 3, Tom. 3, p. 274) Längs- und Querstreifung für eine Anzahl Arten der damaligen Gattung »Conferva«.

2) De cellula vegetabili fibrillis tenuissimis contexta. Lundae, 1852.

3) Ueber die Zusammensetzung der Zellmembran aus Fasern. Botan. Zeitg. 1853. Sp. 753.

4) Ueber die feinste Struktur der vegetabilischen Zellmembran. Schriften der Gesellsch. z. Beförd. d. gesamt. Naturw. zu Marburg. 1856.

tomorpha auch noch Polysiphonia complanata Ag. und Halurus equisetifolius (Ag.) untersuchte, gelangte zu gleichen Resultaten. Die Frage nach der Natur der Streifung, die Mohl unentschieden gelassen hatte, glaubte er durch die Annahme einer feinen Fältelung, verbunden mit chemischen Differenzen, lösen zu können. Die verschieden geneigten Streifungssysteme ein und derselben Membran sollen stets verschiedenen Schichten angehören, was Mohl nicht zu behaupten gewagt hatte. Naegeli[1]) endlich führte die Streifung in bekannter Weise auf Wassergehaltsdifferenzen zurück und behauptet ein sich gegenseitiges Durchsetzen der verschiedengeneigten Streifensysteme.

Seitdem ist die Membranstruktur dieser Algen nicht mehr eingehend untersucht worden, denn Strasburger's[2]) Bemerkungen über die Streifung bei gewissen Süsswasser-Cladophoren sind nur beiläufiger Natur. Nur über die Entstehungsweise der Schichten sind wir durch verschiedene Arbeiten, hauptsächlich jene von Noll[3]), besser unterrichtet worden.

Meine eigenen Untersuchungen begann ich schon vor mehreren Jahren, gleichzeitig mit jenen über andere, »Streifung« zeigende Membranen, von denen ich einen Teil bereits publiziert habe[4]). Bei den Algenmembranen erwiesen sich die Verhältnisse so schwierig, dass ich die Veröffentlichung immer wieder hinausschob, um Nachuntersuchungen anzustellen. Wenn ich nun meine Ergebnisse der Oeffentlichkeit übergebe, so glaube ich eine in den Hauptzügen richtige Darstellung und eine wesentliche Ergänzung zu meiner früheren Arbeit liefern zu können.

Ich untersuchte teils frisches oder in Alkohol gelegtes Material, teils Herbarexemplare. Herr Professor Reinke hatte im

---

1) Botanische Mitteilungen, Bd. II, S. 1 u. f.

2) Bau und Wachstum der Zellhäute, S. 69.

3) Experimentelle Untersuchungen über das Wachstum der Zellmembran. Abhandl. d. Senckenb. naturf. Ges. Bd. XV. S. 101.

4) Zur Kenntnis der inneren Struktur der vegetabilischen Zellmembran. Pringsh. Jahrb. Bd. XXIII. S. 254 (1891).

Herbst 1890 die Güte, mich mit lebender Chaetomorpha Melagonium W. u. M. und Cladophora pygmaea Rke zu versehen. Herrn Dr. Jost verdanke ich frische Exemplare von Trentepohlia maxima G. Karst. Herrn Dr. Migula solche von Nitella opaca Ag.

Wir besprechen die bei Chlorophyceen und bei Florideen beobachteten Verhältnisse getrennt.

I. Chlorophyceen.

Betrachten wir, um von einem besonders auffälligen Beispiel auszugehen, die Membran einer Zelle von Cladophora hospita (Mert.) oder Chaetomorpha Melagonium (W. u. M.) von der Fläche, so nehmen wir bei genügender Vergrösserung unschwer eine feine Streifung wahr. Um den störenden Einfluss des Zellinhaltes zu entfernen, empfiehlt es sich, vorher nicht zu starkes Eau de Javelle einwirken zu lassen. Im allgemeinen wird die Streifung dadurch etwas deutlicher, ähnlich wie die der Bastzellen, bleibt aber in ihrem Charakter vollkommen erhalten.

Man nimmt zwei Systeme wahr, das eine meist 20 bis 30° zur Zellaxe geneigt, linksansteigend, das andere, auf dem ersten ungefähr senkrecht stehend, rechts ansteigend (Fig. 1). Selten ist die Neigung zur Zellaxe noch grösser, wie in dem Fig. 1 abgebildeten Falle, wo sie fast 40° beträgt. Man kann also Längsstreifung und Querstreifung unterscheiden.

Die Streifung dieser Algenmembranen ist bei aufmerksamem Zusehen durch zwei Eigentümlichkeiten von der Streifung der Bastzellen, z. B. von Vinca oder Nerium, zu unterscheiden: Die Streifen zeigen nicht immer geraden Verlauf, sondern sind oft etwas geschlängelt, besonders die Querstreifen, und die Streifung ist nicht regelmässig. Einzelne helle und dunkle Streifen sind auf kurze Strecken hin auffälliger als die anderen, werden ihnen aber bald wieder gleich. Bei den Bastzellen sind die Unterschiede in der Breite, vor allem der dunklen Streifen, viel auffälliger, dafür ist aber jeder Streifen auch eine lange Strecke weit gleich

breit, so lange nicht besondere Veränderungen — lokale Erweiterungen — eingreifen. — Die hellen und dunklen Streifen sind viel weniger scharf gegen einander abgegrenzt; gewöhnlich verläuft neben einem besonders hellen ein besonders dunkler Streifen. Verändern wir nun die Einstellung etwas, so sehen wir deutlich die Streifen wechseln, indem neue Systeme zum Vorschein kommen, die zwar im allgemeinen gleiche Neigung besitzen, wie die verschwindenden, dagegen doch häufig um einige Grade davon abweichen. Dabei bleiben immer zwei Systeme — längs und quer — zugleich sichtbar, eine Beschränkung der Querstreifung auf die inneren, relativ jüngeren Lamellen, von der Strasburger (l. c. S. 69) spricht, habe ich nicht beobachtet.

Stellen wir dann auf den optischen Längsschnitt ein, so sehen wir die Membran aus einer ganzen Menge einzelner Lamellen, bei unseren Algen durchschnittlich etwa 30, aufgebaut.

Wie Cladophora hospita (Mert.) und Chaetomorpha Melagonium W. u. M. verhält sich eine grosse Anzahl verwandter Chlorophyceen, nur dass die Deutlichkeit der Streifung und die Neigung der Systeme zur Zellaxe wechseln. Ganz gleiches Verhalten zeigt z. B. Cladophora flagelliformis (Suhr), rupestris (L.), Chaetomorpha aerea (Dillw.). Längsstreifung, parallel der Zellaxe oder nur wenig dazu geneigt, und ebenso deutliche Querstreifung weist Cladophora insignis (Ag.), hirta (Kg.), Chaetomorpha obscura (Kjellm.), crassa (Ag.) auf. Bei Cladophora refracta (Rth.), catenata (Ag.), fracta (Vhl.), Chaetomorpha Linum (Rth,), bei Anadyomene stellata (Wulf.) und Microdictyon Velleyanum Decne verläuft die Längsstreifung parallel der Zellaxe und ist viel deutlicher als die Querstreifung, die ungleich enger ist. Bei Cladophora (Spongomorpha) intermedia Fosl. und cincinnata Fosl. sowie bei Chaetomorpha septentrionalis Fosl. fehlt die Querstreifung, es ist nur Längsstreifung vorhanden, und zwar nicht sehr deutlich. Bei Bryopsis pachynema Mart. (Wittr. u. Nordst. Alg. exsicc. No. —) endlich ist die Querstreifung entschieden deutlicher als die Längsstreifung.

Seltener sind in derselben Membran d r e i verschiedene Streifensysteme wahrnehmbar. So verläuft bei Chamaedoris annulata (Chauv.) ein System ungefähr parallel der Zellaxe, eines fast horizontal und ein drittes ungefähr 45° zur Zellaxe geneigt. In vier Fällen waren die zwei letzteren Systeme 84° und 40°, 86° und 42°, 87° und 47° und 88° und 45° zur Längsstreifung geneigt. Wie Chamaedoris verhält sich auch im wesentlichen Valonia utricularis (Rth.). Die horizontalen Streifen sind merklich feiner und regelmässiger als die longitudinalen, das dritte, diagonale System war nur bei bestimmten Einstellungen sichtbar. Die freien Flächen der die Frons von Dictyosphaeria favulosa (Ag.) zusammensetzenden Zellen zeigten mir ebenfalls stets Streifung in drei Richtungen. Gegen den Rand zu liess sich erkennen, dass ein System ungefähr radial verlief, die beiden andern, mit diesem und unter sich Winkel von etwa 60° bildend, von rechts und von links kamen, alle drei mit deutlich b o g i g e m Verlauf (Fig. 2). Den Verlauf in der Mitte konnte ich mir nicht recht konstruieren. M o h l (l. c. Sp. 769) giebt nur zwei Systeme an, ein radial verlaufendes und ein konzentrisches. Die Radialstreifung können wir als Längsstreifung, die beiden anderen Systeme als Querstreifung auffassen, wenn wir uns die etwa isodiametrische Zelle nach dem Vorgange N ä g e l i 's (l. c. S. 22) in der Richtung senkrecht zur Zellfläche gestreckt denken.

Ein viertes System habe ich nur ganz ausnahmsweise bei Chamaedoris beobachtet, und zwar nur bei ganz bestimmter Einstellung.

Auf die Characeen und Trentepohlia, deren Membranen eine Streifung aufweisen, die in manchen Beziehungen abweicht, werde ich später zurückkommen.

Die Frage, ob sich die beiden Streifensysteme in derselben Lamelle durchsetzen oder immer verschiedenen Lamellen angehören, hatte N ä g e l i im ersteren Sinne entscheiden zu können geglaubt. Hier, bei unseren Algenmembranen, gewann er überhaupt diese Vorstellung. Sie gilt jetzt so ziemlich allgemein als

widerlegt. Ich habe sie dennoch einer Prüfung unterworfen, und zwar aus zwei Gründen. Einmal sind diese Objekte seit Nägeli's Arbeit nie mehr daraufhin untersucht worden, die einschlägigen Beobachtungen von Dippel, Strasburger und Krabbe sind vielmehr an Bastzellen angestellt worden, für welche Nägeli gar kein sich gegenseitig Durchsetzen der deutlichen Streifungssysteme behauptete, sondern im Gegenteil richtig der äusseren Membranhälfte, das eine, linksansteigende, der inneren das andere, rechtsansteigende System zuerteilt hatte (l. c. S. 82). Dann ist die Möglichkeit einer derartigen Struktur für bestimmte Fälle nicht von vornherein von der Hand zu weisen, auch wenn sie in anderen sicher nicht existiert. Die Wiesner'schen Dermatosomen, deren Anordnung der Streifung entsprechen soll, könnten ja auch einmal statt nur in einer Richtung, in zweien auf einander senkrechten Richtungen regelmässige Anordnung zeigen [1]) — wie die Areolen grösster Dichtigkeit im bekannten Schema Nägeli's.

Nägeli hatte ausser den zwei deutlichen, auf einander ungefähr senkrecht stehenden Streifensystemen zuweilen — bei bestimmten Algen und einzelnen Individuen — noch ein drittes und viertes, schwächeres System wahrgenommen, die Entstehung dieser letzteren Systeme als eine rein subjektive Erscheinung, eine optische Täuschung, aufgefasst und gerade darin den Beweis für ein sich gegenseitig Durchsetzen der primären Streifensysteme gefunden. Infolge dieses sich gegenseitig Durchdringens wäre jede Lamelle aus fast quadratischen Rhomben zusammengesetzt, die drei verschiedene Helligkeitsgrade aufweisen würden: helle, mittelhelle und dunkle, je nachdem zwei helle, ein heller und ein dunkler, oder zwei dunkle Streifen zusammen kämen. Die hellsten und dunkelsten Rhomben müssten nun rechts und links schräg (diagonal) ansteigende Reihen bilden und diese sollen eben die schwächeren, sekundären Streifensysteme sein.

Ist diese Vorstellung richtig, so müssen aus der Neigung der

---

1) Vergl. darüber Wiesner, Die Elementarstruktur etc. S. 163.

primären Systeme und der Entfernung der Streifen die Neigungswinkel der sekundären berechnet werden können. Es lässt sich auch aus der Neigung der primären Systeme und eines der sekundären die des anderen sekundären Systems bestimmen. Naegeli stellte nun solche Berechnungen an und fand, dass die erhaltenen Werte von den direkt gemessenen nur um wenige Grade — die in den Grenzen der Beobachtungsfehler liegen — differieren. Dies hielt er nun nur dann für möglich, wenn die beiden Streifensysteme sich gegenseitig durchsetzten und sah deshalb in dieser Uebereinstimmung den, gewissermassen mathematischen, Beweis für das sich gegenseitig Durchsetzen.

Hierbei ist jedoch dem sonst so überaus scharfsinnigen Forscher ein Irrtum unterlaufen. Denn die sekundäre Streifung müsste auch dann in derselben Weise zu Stande kommen, wenn die primären Systeme auf verschiedenem Niveau lägen, wenn nur beide zugleich sichtbar und ungefähr gleich deutlich sind. Diese Bedingung ist ja stets erfüllt und so sollte man eigentlich immer die sekundären Systeme sehen, so oft die primären deutlich sind. In der That konnte ich sie jedoch nur selten beobachten, und zwar auch dann gewöhnlich nur eines. Sie treten ferner nur bei gewissen Algen auf und fehlen bei anderen mit ebensodeutlich gestreiften Membranen stets.

Kämen die sekundären Systeme auf dem von Naegeli angegebenen Wege zu Stande, so würde das etwas ganz anderes beweisen: dass die Streifen ausserordentlich gleichmässig breit seien. Denn diese Gleichmässigkeit ist die Grundbedingung für das Zustandekommen der besprochenen Illusion. Eine solche Regelmässigkeit ist nun nie beobachtbar und so ist es erklärlich, dass die rein optische Erscheinung sich nie beobachten lässt. Die sekundären Systeme sind ebenso reell vorhanden wie die primären, werden aber nur selten ausgebildet.

Es hat deshalb auch keinen Sinn, hier näher auf die Messungen und Berechnungen Nägeli's einzugehen. Sie wären, falls sie sich als richtig herausstellen würden, von grosser Bedeutung für

die Entstehungsgeschichte der Streifung. Ich erhielt jedoch in den wenigen Fällen, wo ich vier Systeme deutlich unterscheiden und Messungen und Berechnungen anstellen konnte, Werte, die lange nicht so gut unter einander übereinstimmten, als jene Naegeli's. Ich habe mich dann nicht länger damit abgegeben, sobald mir einmal klar war, dass diese Uebereinstimmung, auch wenn sie wirklich vorhanden ist, sich gar nicht als Beweis für ein gegenseitiges sich Durchsetzen anführen liesse, bedaure es jedoch jetzt, wo mir das Material nicht mehr zu Gebote steht, sehr, eben wegen den bereits angeführten entwicklungsgeschichtlichen Gründen.

Die direkte Beobachtung kann hier weniger als in irgend einem anderen Falle eine Entscheidung herbeiführen. Nur soviel geht zweifellos aus ihr hervor: wir können nicht nur zwei über einander liegende Lamellenkomplexe unterscheiden, von denen der eine aus longitudinal gestreiften Lamellen, der andere aus den tangential gestreiften aufgebaut wäre, eine Struktur, wie sie bei rechts und links schräg gestreiften Bastzellen vorliegt. Die Streifungsrichtung muss in der Membran viel öfter wechseln. Es gelingt leicht, durch Aenderung der Einstellung verschiedene, gleichsinnig orientierte Systeme zur Ansicht zu bringen, von denen immer das eine verschwindet, wenn das andere auftaucht, ohne dass man die auf diesen Systemen senkrecht stehenden Systeme durch irgend eine Einstellung ganz zum Verschwinden bringen könnte; es treten auch hier immer neue Systeme auf, wenn die alten verschwinden. Dass trotzdem jede Lamelle nur Streifung in einer Richtung zeigt, geht aus verschiedenen anderen Thatsachen hervor.

Isoliert man einzelne Lamellen, etwa durch gelindes Macerieren und vorsichtiges Quetschen, so ist an ihnen, ausser Falten, nichts mehr zu sehen, jedenfalls keine irgend deutliche Streifung mehr. Dasselbe haben schon Mohl und Naegeli angegeben. Dagegen gelingt es, durch Einwirkung von Schwefelsäure auf das mit Eau de Javelle etwas vorbehandelte Material und genügenden, seitliche Verschiebungen hervorrufenden Druck die Lamellen zu zerreissen. Eine einzelne Lamelle kann dann ein Bild bieten, wie

es in Fig. 15 wiedergegeben ist. Sie trennt sich in breitere oder schmälere Bänder, die durch Fasern verbunden bleiben. Dass wir es mit wirklichen Fasern und nicht etwa mit Falten zu thun haben, das geht meiner Meinung nach oft schon aus ihrem Verlauf zur Genüge hervor. So kann man sich doch gewiss die beiden Schleifen, die in Fig. 16 abgebildet sind, nicht durch Faltenbildung entstanden denken. Es treten bei der Vornahme der verschiedenen Procedur freilich auch Falten auf, sie sind, solange nicht der Verlauf zu Hilfe kommt, auch schwer von den Fasern zu unterscheiden, trotzdem kann wohl kaum ein ernstlicher Zweifel an dem Zerreissen der Lamellen walten[1]). Mohl glaubte freilich es ganz in Abrede stellen zu können. — Das Reissen wie die Faltenbildung erfolgt parallel der Streifung.

Man beobachtet nun häufig unter oder über einer solchen, in bestimmter Richtung zerrissenen Lamelle eine andere, die in der darauf senkrechten Richtung zerrissen ist. Einen solchen Wechsel habe ich selbst sechsmal hinter einander vor sich gehen sehen, wenn ich langsam die Einstellung änderte. Die weichen, zwischen den dichten Lamellen liegenden Schichten waren verquollen und hatten so diese in der Richtung parallel der Mikroskopaxe auseinandergeschoben, so dass die einzelnen Lamellen bei genügender Vergrösserung mehr für sich erschienen, als in der unveränderten Membran.

Dies Verhalten lehrt ganz zweifellos, dass jede Lamelle nur in einer Richtung — in der sie zerreisst — bestimmte Struktur, Streifung, besitzt.

Zu gleichem Ergebnis führen Untersuchungen mit dem Polarisationsmikroskop. Die Doppelbrechung einer einzelnen Lamelle reicht gerade hin, um bei gekreuzten Nicols über einem Gyps-

---

1) Besonders instruktiv ist es, einzelne Lamellen aus mit Schulzeschem Macerationsgemisch behandelten Membranen mit Nadeln zu zerren. Man kann dann ein quadratisches Stück von 2 mm Seitenlänge in einen 10 mm langen, dünnen Faden ausziehen, der aus den mit S-förmigen Fasern unter einander verbundenen, breiteren oder schmäleren, 2 mm langen Bändern besteht.

blättchen Rot I. O. eine eben merkliche Farbenänderung hervorzurufen. Stärkere Falten aber — bei denen die Membran dreifach über einander liegt — geben über Rot I. O. sehr deutliche Farben, in der Additionslage Blau II. O; in der Subtraktionslage Gelb I. O. Bringt man ein in der vorhin beschriebenen Weise behandeltes Membranstück über Rot I. O. zwischen die gekreuzten Nicols, und zwar so, dass von den Falten, die sich während dem Zerreissen der Lamellen bilden, die einen parallel der längeren Axe im Gipsblättchen liegen, die anderen etwa senkrecht dazu, so erscheinen die ersteren blau, die letzteren gelb. Daraus geht zur Evidenz hervor, dass die verschieden gefalteten — und setzen wir auch gleich hinzu, gestreiften — Lamellen auch verschieden orientierte Ellipsen optischer Elastizität besitzen. Denn die Falten ein und derselben Lamelle müssen alle dieselbe Farbe geben, mögen sie alle parallel verlaufen oder auf einander senkrecht stehen [1]). Auch das optische Verhalten weist also auf einen Aufbau der Membran aus zwei verschiedenen Arten von Lamellen hin, die mehrfach mit einander abwechseln. Der wiederholte Wechsel in der Orientierung des o. Elastic.-Ellipsoides in derselben Membran ist für das Verständnis der Entstehung der Doppelbrechung von grosser Wichtigkeit, wir kommen darauf zurück.

Wie wir noch sehen werden, beruht die Streifung auf feiner Fältelung der Lamellen und dies bietet endlich den schlagendsten Beweis gegen das Vorhandensein beider Systeme in einer Lamelle. Eine bleibende Faltung derselben in zwei auf einander senkrechten Dimensionen ist einfach unmöglich.

Aus dem bereits Angeführten geht auch hervor, dass die

1) Ich versuchte den direkten Beweis dafür beizubringen und eine durch Macerieren isolierte Lamelle in der Richtung senkrecht zur Streifung zu falten, ohne es jedoch fertig bringen zu können. Bei allen Versuchen entstanden immer nur Falten parallel der Streifung. Durch Verschiebungen erscheinen die Falten oft gebogen, zuweilen selbst rechtwinklig. Wenn dann der eine Schenkel Additionsfarben giebt, giebt der andere Subtraktionsfarben, weil eine ursprünglich parallel der längsten Axe des o Elasticitätsellipsoides orientierte Falte, zusammen mit der ganzen Lamelle, gebogen, nicht aber die Lamelle in 2 aufeinander senkrechten Richtungen gefaltet wurde.

Struktur, resp. die Streifung, in den successiven Lamellen derselben Membran, mehrmals wechselt. Es lässt sich nun an der Hand von guten Querschnitten zeigen, dass in der Regel jede zweite gestreifte Lamelle wieder dieselbe Streifungsrichtung besitzt. Auch hierauf komme ich zurück. Zunächst hat uns die Frage nach der Natur der Schichtung und Streifung zu beschäftigen. Ich setze dabei das in den einleitenden Bemerkungen meiner bereits citierten Arbeit [1]) Gesagte als bekannt voraus.

Die Schichtung wird sicher durch Wassergehaltsdifferenzen sichtbar. Querschnitte durch ausgetrocknete Membranen und der optische Längsschnitt trockener Zellen, beide zeigen keine Schichtung mehr. Bei erneuerter Wasseraufnahme tritt sie wieder hervor. — Der Zusammenhang der einzelnen dichten Lamellen, d. h. die Kohäsion der dazwischen liegenden weichen Schichten, ist nicht sehr stark, bei der Herstellung von Querschnitten trennen sich die einzelnen Lamellen zuweilen von einander und beim Austrocknen zieht sich die jüngste Lamelle von den übrigen oft streckenweise zurück, in Verbindung mit dem Plasma bleibend. Ich brauche jedoch kaum zu beweisen, dass wirklich weiche, wasserreiche Schichten zwischen den dichten Lamellen vorhanden sind, und nicht etwa Spalten; ich verweise auf das früher (l. c. S. 305) über die Schichtung der Bastzellmembranen Gesagte.

Was die Natur der Streifung anbetrifft, so giebt das früher geschilderte Aussehen derselben bereits einige Anhaltspunkte. Ich meine den beträchtlichen habituellen Unterschied zwischen ihr und der Streifung der Bastzellmembranen, die sicher direkt auf Wassergehaltsdifferenzen beruht. Der allmähliche Uebergang der dunklen Streifen in die hellen erinnert mehr an die sogenannte »Streifung« der Nadelholztracheiden, die ich, in anderer Weise als Dippel, der Hauptsache nach auf feine spiralige Verdickung zurückführen musste [2]). Dies gleiche Aussehen legt a priori eine

---

1) Pringsh. Jahrb. Bd. 23, S. 254—266.

2) l. c. S. 315 u. ff.

ähnliche Entstehungsweise für die Streifung der Algenmembranen nahe.

Nach dem bereits Mitgeteilten könnte es sich natürlich nur um eine Skulptur der einzelnen Lamellen, nicht der ganzen Membran handeln. Wenn daher imbibierte Membranen, nach Entfernung des anhaftenden Wassers durch Fliespapier, in ein etwa gleich stark brechendes Medium (Canadabalsam) eingetragen, ihre Streifung noch ebenso deutlich zeigen, wie zuvor in Wasser, so beweist das gar nichts. Immerhin erwähne ich diesen Versuch, den ich mit Membranen frischer Cladophora fracta und Chaetomorpha Melagonium mehrfach angestellt habe, weil aus ihm mit voller Evidenz hervorgeht, dass keine oberflächliche Skulptur mitwirkt.

Will man die Wirkung des Austrocknens auf die Membranstruktur studieren, so empfiehlt es sich, aus den angeschnittenen Zellen zunächst den plasmatischen Inhalt durch Druck zu entfernen. Vollkommen (in der Wärme) ausgetrocknet, zeigen die Membranen, in Luft betrachtet, wenigstens teilweise — soweit sie nicht am Objektträger oder dem Deckglase festkleben — die Streifung in Längs- und Querrichtung, so gut wie vorher in Wasser. Auch das habituelle Aussehen der Streifung ist nicht verändert und entspricht dem trockener Bastzellen, das so sehr von jenem frischer abweicht. Lässt man nun absoluten Alkohol zum trockenen Präparat treten, so wird die Streifung entschieden undeutlicher, nimmt man statt des Alkohols Canadabalsam, so sind nur mehr Spuren der Streifung oder gar nichts mehr wahrnehmbar. Nur ganz grobe Falten sind noch deutlich zu erkennen. Es bleibt sich gleich, ob man zu diesen Versuchen Membranen lebender Algen (Chaetomorpha Melagonium, Cladophora fracta) verwendet, oder aufgeweichtes Herbarmaterial.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die Spuren von Streifung, die man noch beobachten kann, der nicht vollkommenen Uebereinstimmung zwischen den Brechungsindices der trockenen Membran und des Einbettungsmittels zuzuschreiben sind.

Die Streifung der trockenen Membran beruht also offenbar auf Skulptur und zwar auf Furchenbildung auf der Membranfläche. Eine Kanalbildung im Innern als Folge des Austrocknens lässt sich nicht nachweisen, sie müsste sich beim Einbetten der Objekte in Canadabalsam durch teilweisen Luftgehalt, als schwarze Streifen, verraten, wenigstens noch eine Zeit lang.

Diese nämlichen Versuche lehren aber auch, dass die Streifung nicht auf einem Nebeneinanderliegen von Streifen beruhe, die an und für sich, der chemischen Substanz nach, verschiedenes Lichtbrechungsvermögen besitzen. Es ist kein Grund einzusehen, weshalb in diesem Falle das Austrocknen und Einbetten in Canadabalsam verändernd einwirken sollte.

Schwierig wird aber die Entscheidung, ob es sich bei der Streifung um Wassergehaltsdifferenzen oder um Skulptur handelt, etwa um feine Fältelung der Lamellen oder Verdickungen. Dass die Flächenansicht der Membran entschieden mehr für die zweite Möglichkeit spricht, wurde schon ausgeführt. Auch das Verhalten isolierter Lamellen spricht hierfür, und zwar für das Zuwegekommen durch Faltung. Wie Mohl und Nägeli betont haben, zeigt die einzelne, ausgebreitete Lamelle so zu sagen gar nichts mehr von Streifung. Wie es nun kommt, dass dieselbe Lamelle in der Membran die Streifung zeigt, das hat weder der eine noch der andere Autor erörtert. Von einem Aufeinandertreffen an und für sich nicht wahrnehmbarer Differenzen in den successiven Lamellen, das durch Addition der minimen Einzelwirkungen schliesslich einen deutlichen Effekt bedingen könnte und an das wohl Nägeli gedacht hat, kann nicht die Rede sein. Auch die Schwächung des Lichtes durch die übrigen Lamellen kann die Struktur nicht sichtbar machen, denn dann müsste sie an der einzelnen ausgebreiteten Lamelle sich durch genügendes Abblenden des durchfallenden Lichtes hervorbringen lassen, was nicht der Fall ist. Wenn die Streifung durch Wassergehaltsdifferenzen oder durch leistenförmige Verdickungen hervorgerufen wird, sollte sie also an der einzelnen Lamelle nachweisbar bleiben. Dagegen

lässt sich gut denken, dass mit dem Ausbreiten der Lamelle eine feine Fältelung und mit ihr eine darauf beruhende Streifung mehr oder weniger vollständig verschwindet. Einzelne Lamellen, die zuweilen am Rande von Membranstücken etwas vorstehen, lassen die Streifung noch erkennen. Sie sind aber auch nicht ausgebreitet, weil sie noch mit den übrigen Lamellen in Verbindung stehen.

Man sollte meinen, es müsse sich durch die Beobachtung des Membranquerschnittes leicht eine direkte Entscheidung herbeiführen lassen, und doch ist dies nicht sicher möglich.

Betrachten wir zarte, mit ganz scharfem Messer ausgeführte Querschnitte einer Membran von Cladophora hospita, Chaetomorpha Melagonium, Chamaedoris, Dictyosphaeria, am besten von in Gummi eingebettetem Material, so finden wir sie in bekannter Weise aus einer ziemlich grossen Anzahl von Lamellen aufgebaut. Diese Lamellen sind nicht alle gleich stark brechend, sondern erscheinen abwechselnd etwas dunkler und etwas heller. Man könnte versucht sein, die dunkleren den weichen Schichten der Bastzellen gleich zu setzen, würde sich jedoch dabei irren; die wirklichen weichen Schichten liegen erst zwischen diesen schon unter sich etwas verschiedenen Lamellen. Die etwas dunkleren sind nämlich doppelbrechend wie die etwas helleren und von diesen durch die (fast) isotropen, schmäleren, weichen Schichten, getrennt.

Beide, die etwas dunkleren und die etwas helleren Lamellen nehmen von innen nach aussen zu an Breite ab, die dunkleren jedoch rascher und stärker. Man sieht nun bei genügender Vergrösserung oft deutlich, dass die Lamellen nicht ganz eben, sondern verbogen oder mit knotenförmigen Anschwellungen versehen sind (Fig. 3, 4). Bei den weniger hellen kann man zuweilen eine scheinbare Gliederung beobachten, die, unter günstigen Umständen, sogar als durch wellenförmige Biegungen hervorgebracht erscheinen kann, aus denen man mit Sicherheit auf eine Faltung der durchschnittenen Lamelle schliessen kann. Dies beobachtete

ich vor allem an Querschnitten von Zellen, die mit Eau de Javelle behandelt und dann in Gummi eingebettet worden waren, und zwar vorzüglich dort, wo beim Schneiden die Lamellen sich etwas von einander getrennt hatten. Bei Behandlung der Querschnitte mit Jodjodkaliumlösung und Schwefelsäure von der richtigen Konzentration, werden diese Verhältnisse noch deutlicher, ich komme bald darauf zurück.

Da ich auch hier keine Anzeichen von einer Differenzierung der Lamellen in Streifen verschiedener Dichtigkeit auffinden konnte, so glaube ich aus dem Querschnittsbilde der Membran, aus dem Verhalten isolierter Lamellen (S. 267) und aus dem Aussehen der Streifung (S. 270) den Schluss ziehen zu dürfen, dass *die Streifung auf feiner Fältelung der Lamellen beruht, und zwar jeder Lamelle für sich.* Die einen Lamellen sind längsgefaltet, sie werden beim Herstellen des Querschnittes senkrecht zur Faltungs- (Streifungs-) Richtung getroffen und erscheinen auf diesem gewellt, die anderen, quergefalteten werden parallel zur Faltungs- (Streifungs-) Richtung getroffen und erscheinen dann deshalb glatt. Tritt schräge (diagonale) Streifung auf, so ist die eine oder andere Lamelle, statt senkrecht oder quer, schräg gefaltet.

Das Fehlen von (für die Streifung) *wesentlichen* Wassergehaltsdifferenzen in den dichteren Lamellen geht auch aus dem durchaus negativen Erfolg hervor, den ich bei meinen Versuchen, durch »Versilberung« eine ungleichmässige Verteilung des Imbibitionswassers in den Lamellen nachzuweisen, erhielt (wegen der Ausführung vergl. meine cit. Abhandl. S. 294). Die Brauchbarkeit der Methode geht aus den guten Resultaten hervor, die ich mit Bastzellen erhielt.

Dass der Faltenbildung, wenn sie auch für sich allein den Effekt der Streifung bedingt, eine bestimmte innere Struktur der Lamellen zu Grunde liegen muss, ist klar. So weist auch ihre (früher S. 268 besprochene) Zerlegbarkeit in Fasern nach vorheriger Maceration, auf Differenzen in linienförmigen Streifen hin. Ob es nun physikalische Verschiedenheiten (grösserer Wassergehalt) sind,

oder ob chemische Differenzen eine Rolle spielen, ist hier einstweilen so wenig auszumachen, als bei den Bastzellen.

Die Zurückführung der Membranstreifung unserer Algen auf Fältelung der Lamellen ist nichts ganz neues. Wigand war vor langer Zeit zu derselben Ansicht gekommen. Es ist jedoch nicht schwer, mit aller Sicherheit zu zeigen, dass er das thatsächliche Verhalten nicht erkannt, sondern, nur zufällig, erraten hat. Er stützt sich auf die Querschnittsansicht und hält die Falten, die sich beim Austrocknen des Materials gebildet hatten und beim Wiederbefeuchten nicht mehr ganz verschwanden, für dasselbe wie die Streifung. Diese Falten sind hier (auf dem Querschnitt) zickzackförmig, nicht wellig, durch Knicken, nicht Biegen der Lamellen entstanden, sie entsprechen sich in den successiven Lamellen genau, so dass die hintereinander liegenden Ecken radial verlaufende Linien bilden, wie es ja auch nicht anders sein kann, weil die ganze Membran, also alle Lamellen zusammen und nicht jede für sich allein, gefaltet wurde. Man findet sie endlich fast nur an bestimmten Stellen, »wo die Zellwand eine starke Krümmung besitzt«, d. h. an den zwei Polenden der beim Austrocknen aus dem runden Querschnitt entstehenden Ellipse. Die zickzackförmige Verbiegung, das Hintereinanderliegen der Zacken in den successiven Lamellen und die Beschränkung auf bestimmte Membranpartien, all das giebt Wigand richtig an, ohne zu merken, dass es ebensoviele Unterschiede dieser Falten von den wahren Streifungs-Falten sind. Diese sind über die ganze Fläche gleichmässig verteilt und jede Lamelle ist für sich allein gefaltet. — Wir haben also hier einen ähnlichen Fall vor uns, wie bei den Nadelholztracheiden, deren Streifung von Dippel auch in ihren Ursachen richtig gedeutet wurde, ohne dass er das thatsächliche Verhalten wirklich erkannt hätte.

Die Skulptur der trockenen Membran erklärt sich durch das Einsinken der Substanz in den Wellenthälern der Faltung, soweit solche übereinander liegen, das Verschwinden in den inneren Lamellen, die wasserreicher sind, aus dem Wasserverlust in (quer)

tangentialer Richtung. Ausserdem mag die Substanz der weichen Schichten kleine Verschiebungen zulassen, durch die die Bildung von Lücken verhindert werden. Eine eingehendere Analyse des Verhaltens beim Eintrocknen würde uns zu weit führen und böte auch nicht allgemeines Interesse.

Dagegen verdient das Verhalten der Membran-Querschnitte (etwa von Chamaedoris oder Cladophora hospita) gegen Jod und Schwefelsäure eine eingehendere Besprechung. Die Einwirkung der Säure darf nicht zu heftig sein, wenn die zu beschreibenden Erscheinungen ganz deutlich werden sollen. Auch dann ist die Deutung des Gesehenen noch schwierig genug.

Die Quellung fällt in der Radialrichtung positiv und zwar sehr stark aus, in der Tangentialrichtung ist sie negativ, es tritt Verkürzung ein. Werden Längsschnitte statt der Querschnitte untersucht, so findet man die Quellung in der Längsrichtung ebenfalls negativ. Ich beobachtete z. B. bei Chamaedoris in radialer Richtung eine Zunahme um 300%, in tangentialer eine Abnahme um 32%, in longitudinaler eine Abnahme um 50%. — Wir kehren zur Betrachtung des in angegebener Weise behandelten Querschnittes zurück.

Die dichteren Lamellen werden zunächst auseinandergeschoben und fangen dann selbst zu quellen an. Dabei fallen sie gerne um und bieten dem Beobachter die Flächenansicht statt der Querschnittsansicht dar, ein Verhalten, das bei der Deutung des Gesehenen sehr im Auge behalten werden muss, wenn man nicht arge Fehlschlüsse thun will. Dann beginnen sie sich zu färben, aber nicht alle in gleicher Weise, sondern die einen mehr violettblau, die anderen mehr reinblau. Die Verschiedenheit ist zumeist auffällig genug. Die von vornherein helleren der dichten Lamellen scheinen die erstere (violette) Farbe, die vorher dunkleren der dichten Lamellen die letztere (blaue) Farbe anzunehmen. Die blauen Lamellen nun, die unter günstigen Umständen schon früher Faltung erkennen liessen, erscheinen nun, wenn sie nicht umgefallen sind, sehr stark wellenförmig verbogen (Fig. 8

u. 9 bei b), während die violetten gerade bleiben (Fig. 8 u. 9 bei v). Sind dagegen die blauen umgefallen, so erscheinen statt der schmalen, verbogenen Streifen breite Bänder, die ebenso gerade erscheinen wie die violetten, dagegen breitere und schmälere intensiver gefärbte Rechtecke aufweisen: die Stellen, wo das Band, infolge der Faltung, dreifach übereinanderliegt. Von der Streifung ist wenig oder nichts mehr zu sehen, dagegen zeigen sich auf den umgefallenen blauen Bändern (ausser den erwähnten Rechtecken) deutliche dunkelblaue Linien, unter sich etwa parallel, oft wie verzweigt und alle etwa parallel der Zellaxe, und der Faltenrichtung, senkrecht zur Schnittrichtung, orientiert (Fig. 11, 12, 13). Eine nicht umgefallene blaue Lamelle zeigt sie als dunkelblaue Punkte (Fig. 8 bei b). Auf den violetten Lamellen lässt sich nur schwer etwas derartiges erkennen, höchstens Linien, die parallel der Längsrichtung des Bandes verlaufen.

Solche Linien lassen sich unter günstigen Umständen bei der Behandlung mit Jod und Schwefelsäure auch in der Flächenansicht eines Membranstückes nachweisen (Fig. 5, 6, 7). Sie treten besonders beim Beginn der Einwirkung der Säure hervor, wenn der Grund noch nicht oder nur wenig blau geworden und die Streifung noch deutlich ist. Man sieht dann dass die blauen Linien in geringerer Anzahl als auf den Querschnitten vorhanden sind und parallel der Streifung verlaufen. Aus der geringeren Zahl der Streifen geht sicher hervor, dass nicht alle Linien einer Lamelle, die sich auf dem Querschnitt blau färben, schon in der Membran vorhanden gewesen sind, ein Teil verdankt seinen Ursprung sicher den mechanischen Eingriffen bei der Herstellung des Querschnittes.

Wenn wir von diesen blauen Linien für einmal noch ganz absehen, ist folgendes die nächstliegende Erklärung des bei der Behandlung der Querschnitte mit Jod und Schwefelsäure Beobachteten. Die Lamellen, deren Faltenstreifung senkrecht durchschnitten wurde, färben sich blau, ihre schon vorhandene Faltung nimmt bei der Quellung noch zu. Die anderen Lamellen, die

parallel der Faltenstreifung durchschnitten wurden, nahmen den mehr violetten Farbton an; die wenigen, von ihnen gebildeten Falten können, weil senkrecht zur Mikroskopaxe und übereinander stehend, nicht gesehen werden. Auf die Annahme weiter bauend, könnte man das Verhalten eines Längsschnittes bei der Behandlung mit Jod und Schwefelsäure im Voraus zu konstruieren versucht sein. Die hellblauen Lamellen sollten nun gerade bleiben und die violetten gewellt erscheinen. Das eine Bild sieht aber genau so aus wie das andere: gerade violette Streifen und wellig gebogene blaue. Dies Verhalten scheint auf den ersten Blick unsere ganze vorige Erklärung des Querschnittbildes über den Haufen zu werfen.

Ich halte es jedoch für absolut ausgeschlossen, dass die blauen Lamellen des Querschnittes und die blauen des Längsschnittes die gleichen sind, ebensowenig die violetten, und dass ein und dieselbe sich bläuende Lamelle in zwei auf einander senkrechten Richtungen Falten werfen kann, je nachdem der Schnitt sie getroffen hat, das eine Mal in der Längsrichtung, das andere Mal in der Querrichtung der Zelle. Denn das Faltenwerfen ist sicher keine Folge des Zerschneidens, sondern der inneren Struktur der Lamelle. Ich glaube vielmehr, dass dieselbe Lamelle, die sich auf einem Membranquerschnitt blau färbt, sich auf einem Längsschnitt violett gefärbt hätte und umgekehrt und zwar gerade infolge des mechanischen Eingriffes beim Schneiden, durch den jedenfalls die Intensität der Färbung und hier auch die Nuance modifiziert werden kann. Die Annahme einer Modifikation der Nuance lässt sich, so befremdlich sie auch auf den ersten Anschein hin ist, doch durch anderweitige Beobachtungen stützen. So hat Nägeli [1]) nachgewiesen, dass gequollene Kartoffelstärkekörner mit Jod sich entschieden reiner blau färben als unversehrte, deren Farbenton mehr ins Violette geht. Ein verschieden starkes Aufquellen der Lamellen je nach der Richtung, in der sie vom Schnitte getroffen werden, bis auf einen gewissen Abstand von der Schnittfläche aus,

1) Botan. Mitteil. Bd. I, S. 281

scheint mir wohl annehmbar. Wahrscheinlich beruht auch der Unterschied im optischen Verhalten der dichten Lamellen auf diesem ungleichmässigen Aufquellen auf dem Querschnitt. Ein grösserer Wassergehalt kann die geringere Helligkeit der gewellt erscheinenden Lamellen erklären.

Dass sich dieselbe Lamelle gegen Jod und Schwefelsäure verschieden verhält, je nachdem der Schnitt sie getroffen hat, scheint mir noch aus einer anderen Beobachtung hervorzugehen. Der entsprechend behandelte Querschnitt zeigte uns auf den blauen Lamellen zahlreiche dunkler blaue Linien, parallel den Falten (in der Längsrichtung in Bezug auf die ganze Zelle). Die violetten Streifen waren sozusagen frei davon. Nun sollte man erwarten, auf den Lamellen des gleich behandelten Längsschnittes diese blauen Linien parallel der Schnittrichtung, also um 90° gedreht, wieder vorzufinden. In Wirklichkeit findet man wohl wieder solche dunkelblauen Linien, aber ebenfalls senkrecht zur Schnittrichtung, und wieder nur in den blauen, nicht in den violetten Lamellen.

Dies Verhalten scheint mir nun zweierlei zu beweisen. Einmal, dass die Linien, wenigstens zum grösseren Teil, nicht von vornherein vorhanden sein können und nur stärker gefärbt werden, denn sonst müsste man die quer verlaufenden Linien nicht nur auf dem Längsschnitt, sondern auch auf dem Querschnitt sehen und umgekehrt, die längsverlaufenden nicht bloss auf dem Querschnitt, sondern auch auf dem Längsschnitt. — Nach dem, was wir über den Aufbau der Membran aus miteinander abwechselnden Lamellen von verschiedener Struktur wissen, ist es, glaube ich, ausgeschlossen, dass dieselbe Lamelle je nach der Schnittrichtung längs- oder querverlaufende blaue Linien erhält (ebenso wenig wie Längs- und Querfalten zugleich). Ich halte deshalb zweitens dafür, dass die Linienbildung, wie eine Art Zerreissen, beim Schneiden immer in jenen Lamellen stattfindet, in denen die Längsrichtung der Falten ungefähr senkrecht zur Messerschneide liegt. (Einen abnormen, einmal beobachteten Fall habe ich in Fig. 14 wiedergegeben. Hier wies die blaue, gefaltete Lamelle

Linien senkrecht zur Faltungsrichtung auf). Daraus ginge hervor, dass auf Längsschnitten andere Lamellen die Linien zeigen müssten als auf Querschnitten und da die Linien immer in den blauen Lamellen liegen, die Lamellen sich je nach der Richtung, in der sie geschnitten wurden, mehr blau oder mehr violett färben.

Nachdem wir also wissen, dass solche blaue Linien durch mechanische Eingriffe entstehen können, so fragt es sich, ob wir nicht alle auf solche Entstehungsweise zurückführen können. Ich halte es nicht für möglich. Einmal weise ich darauf hin, dass die Flächenansicht von (getrocknet gewesenen, sonst aber nicht bearbeiteten) Membranen sie bei richtiger Behandlung zeigt, sowie auf den kurz erwähnten Ausnahmefall, wo sie parallel der Richtung des Schnittes sich zeigten. Dann liegen die Vorbedingungen zu ihrer Entstehung jedenfalls in der Lamelle selbst, denn nur so erklärt es sich, dass sie fast ausnahmslos in der Richtung der Faltenstreifung verlaufen (Fig. 5, 7) und dass sie nicht zu selten als Verlängerungen linienförmiger Plasmaeinschlüsse auftreten, die mit Jod und Schwefelsäure gelbbraun werden.

Die starke Faltenbildung der blau werdenden Lamellen eines Querschnittes kommt jedenfalls durch die Verkürzung der violett werdenden Lamellen zu Stande. Wenn man sich alle die Falten geradegestreckt denkt, resultiert im Gegenteil eine Verlängerung der blauen Lamellen in der Querrichtung. Die beiden Lamellenarten sind durch die weichen, optisch (fast?) isotropen Schichten miteinander verbunden. Die in der Querrichtung sich ausdehnende Lamelle ist wegen der schon vorhandenen Fältelung nicht im Stande, der sich in dieser Richtung verkürzenden Lamelle Widerstand zu leisten oder sie gar an ihrer Verkürzung zu verhindern; sie folgt ihr vielmehr, indem sie Falten wirft. Dieses Verhalten erklärt die eigentümliche Verkürzung in den zwei Richtungen der Fläche, die die Membran beim Aufquellen in Schwefelsäure erleidet und die im Widerspruch mit fast allen bisher bekannt gewordenen Quellungsverhältnissen steht, wo man höchstens in einer Richtung Verkürzung beobachtet hat. Jede Lamelle verkürzt sich

nur in einer Richtung, parallel der Faltenstreifung, wie eine Lamelle aus einer gestreiften Bastfaser, verlängert sich in der darauf senkrechten Richtung und verdickt sich. Durch die gegenseitige Verbindung von Lamellen mit auf einander senkrecht stehender Verkürzungsrichtung wird eine Abnahme in beiden Dimensionen der Fläche bedingt, indem jede Lamelle in der Richtung, in der sie sich zu vergrössern strebt, sich nicht nur nicht ausdehnen kann, sondern durch die mit ihr verbundene, in dieser Richtung sich verkürzende Lamelle sogar noch unter Vergrösserung der Falten zusammengezogen wird. Aehnliche Oberflächenabnahme eines isolierten Membranstückes ist nur noch für den Stammteil von Caulerpa prolifera bekannt; vielleicht erklärt sich dieser Schwendener [1]) unverständlich gebliebene Fall in analoger Weise.

In zwei Fällen (einmal bei Cladophora hospita (Mert.) und einmal bei Chamaedoris annulata (Chauv.)) fand ich kleine Körnchen zwischen den Lamellen der Membranen eingeschlossen, und zwar wie die Streifensysteme angeordnet, in zwei auf einander ungefähr senkrechten Richtungen, wie ich es in Fig. 17 dargestellt habe. Die Körnchen sind in Essigsäure und kochender Salzsäure nicht löslich, mit Jodkalium werden sie intensiver gelb als die Membran, nach Zusatz von Schwefelsäure verschwinden sie jedoch, sobald die eigentliche Blaufärbung der Membran beginnt. Dies Verhalten spricht gegen eine Deutung als »Plasmareste«. Da die Körnchen nur ausnahmsweise vorkamen, war es mir nicht möglich, weitere Reaktionen anzustellen. Ich muss deshalb ihre Natur unentschieden lassen.

In allen untersuchten Fällen, in denen die Membran deutliche Streifung zeigte, lag die kürzeste Axe des optischen Elastizitätsellipsoides radial, die beiden anderen in der Membranebene und zwar die längste bald longitudinal, bald tangential. Die erstere Orien-

1) Ueber Quellung und Doppelbrechung vegetabilischer Membranen. Sitzungsbericht d. kgl. pr. Akad. d. Wissensch. zu Berlin, 1887. XXXIV. S. 14.

tierung kam viel häufiger vor, so bei Microdictyon, Anadyomene, Pithophora, Cladophora spec. var., Chaetomorpha spec. var. Die letztere fand ich bei Rhizoclonium tortuosum (Dillw.), Chaetomorpha antennina (Bory) und Bryopsis pachynema (Mert.). Bei Chaetomorpha Linum (Rth.) war die längste Axe bald quer, bald längs gestellt, und zwar wiesen Exemplare von einem Standort die eine, solche von einem anderen die andere Orientierung auf. Valonia und Dictyosphaeria erschienen über Roth I bei gekreuzten Nicols in Additions- und Subtraktionsfarben gefleckt, wie die Caulerpa-Membranen. — Zuweilen erwiesen sich beide Axen gleich lang, die Membranfläche reagierte dann neutral, so z. B. bei Cladophora (Spongomorpha) arcta (Dillw.).

Besitzt die Membran einer Zelle, die in der Flächenansicht die längste Axe des optischen Elastizitätsellipsoides parallel der Zellaxe aufweist, nicht genau longitudinale, sondern etwas schräg ansteigende Streifung, so zeigt sie, aufgeschnitten und flach ausgebreitet, nun diese längste Axe parallel der schrägen Streifung orientiert. Die vorher beobachtete optische Wirkung wurde also durch zwei übereinander liegende Membranen hervorgerufen, deren längste Axen ihrer optischen Elastizitätsellipsoide einen Winkel mit einander bildeten und sich deshalb gegenseitig teilweise aufheben mussten [1]).

Die Unterschiede in dem Verhalten der Membranflächen gegenüber dem polarisierten Licht sind das Resultat der Kombinierung verschieden wirkender Lamellen in wechselndem Zahlenverhältnis. Wir sahen bereits (S. 269), dass jede Lamelle die längste Axe ihres o. Elastizitätsellipsoides parallel der Streifung, resp. der feinen Faltung orientiert hat und dass die Streifungsrichtung in den successiven Lamellen wechselt. Zwei übereinanderliegende Lamellen,

1) Die Endzellen der Aeste gewisser Cladophora-Arten (C. prolifera (Rth.), catenata (Ag.) und ceratina (Kg.) etc.) zeigen ein optisches Verhalten, das mir unverständlich geblieben ist. Unter der Spitze, wo aber die Verjüngung des Durchmessers bereits begonnen hat, reagiert die Membran nämlich ein Stück weit umgekehrt als sonst. Giebt sie z. B. im übrigen über Rot I. O. bei gekreuzten Nicols Blau II. O., so liegt unter der Spitze ein Fleck Orange I. O. oder Gelb I. O.

bei denen diese längsten Axen ungefähr senkrecht aufeinander stehen, heben sich in ihrer Wirkung mehr oder weniger vollständig auf. So kommt es, dass die Reaktion der Fläche der Membran oft fast neutral ist, während die Falten einer einzelnen Lamelle deutliche Additions- und Subtraktionsfarben geben. — Aus demselben Grunde sieht man ja auch die starke Doppelbrechung der Bastfasern von Vinca minor L. an den lokal erweiterten Stellen schwächer werden, weil hier die entgegengesetzt ansteigenden Streifensysteme des äusseren und des inneren Schichtenkomplexes grössere Winkel mit der Zellaxe und unter sich bilden, als an den nicht erweiterten Stellen. Wird dieser Winkel 90°, was bei den Bastzellen gar nicht selten vorkommt, so erscheint die Doppelbrechung überhaupt verschwunden.

Interessante Verhältnisse bietet noch die Betrachtung guter Querschnitte durch Membranen von Cladophora hospita oder ähnlichen Algen bei gekreuzten Nicols über einem Gypsplättchen Rot I. O.

Wie schon erwähnt, liegt die kleinste Axe des optischen Elastizitätsellipsoides jeder Lamelle radial. Auf dem Querschnitt müssen also die dichteren Schichten, parallel zur längeren Achse im Gypsplättchen orientiert, Additionsfarben geben und thun es auch. Wie wir bereits sahen, sind diese dichteren Lamellen nicht alle unter sich gleich, sondern wir konnten etwas hellere und etwas dunklere, im Wechsel auf einander folgend, unterscheiden. Jetzt geben die helleren meist eine höhere Additionsfarbe (z. B. Grün II. O.) als die dunkleren (die z. B. Blau II. O. geben). Beide sind durch schmale, das Rot des Gypsplättchens durchlassende Schichten getrennt. Je dicker der Querschnitt ist, desto deutlicher dürften die Differenzen hervortreten, er muss möglichst senkrecht zur Membranfläche hergestellt werden, sodass die Lamellen möglichst senkrecht auf dem Objektträger stehen. Hieran lag es vielleicht, dass ich diesen Unterschied nicht an allen Schnitten wahrnehmen konnte. — Die Ursache des verschiedenen Verhaltens der dichteren Lamellen erklärt sich, wie ich glaube, leicht. Wir sahen schon, dass die Membran aus Lamellen aufgebaut ist, bei denen die

längste Axe des o. Elastizitätsellipsoides bald longitudinal, bald tangential liegt. Es fällt also auf dem Querschnitt bei den einen Lamellen die längste, bei den anderen die mittlere Axe in die tangentiale Richtung. Ist diese Erklärungsweise, wie ich nicht zweifle, richtig, so erlaubt das Querschnittsbild den Rückschluss, dass der jedenfalls vorhandene Wechsel zwischen längs und quer gestreiften Lamellen in der Membran regelmässig vor sich geht.

Der Wechsel in der Orientierung des o. Elastizitätsellipsoides in den aufeinander folgenden Lamellen derselben Membran ist aus einem besonderen Grunde interessant: er lehrt uns die Unabhängigkeit des Auftretens der Doppelbrechung von den gegebenen Spannungen.

Während Nägeli die Ursache der Anisotropie in bekannter Weise in den Micellen, die die Membran aufbauen, suchte, wurden von anderer Seite Spannungen, die man sich verschieden dachte, für ihr Auftreten verantwortlich gemacht. Indem ich die Ansichten v. Höhnel's und Strasburger's übergehe, erinnere ich nur an die von N. J. C. Müller und von v. Ebner. Nach ersterem sollen vorübergehende Spannungen die Anisotropie der vorher isotropen membranbildenden Substanz hervorrufen, nach letzterem beruht die Anisotropie auf der Orientierung der Micelle (nicht auf den Micellen selbst), und diese Anordnung soll durch Zugwirkungen zu Stande kommen.

In den cylindrischen Zellen, die sich z. B. zu dem Cladophora-Faden an einander reihen, äussert sich der hydrostatische Druck auf die freie Wandung als Längszug und als (Quer-)Tangentialzug. Diese beiden wirken auf ein quadratisches Stück, das wir uns aus der Membran herausgeschnitten denken, ungleich, und zwar fällt der Querzug viermal stärker aus als der Längszug. Dieses Verhältnis bleibt sich gleich, mag die dehnende Kraft, der Turgor, abnehmen oder zunehmen, und mag das Volum durch Querteilung auf die Hälfte reduziert werden oder durch Streckung auf's Doppelte anwachsen. Danach müssten also alle Lamellen gleichgerichtete längste Axen der o. Elastizitätsellipsoide

aufweisen, und zwar quer gerichtete, mag der Zug als nur vorübergehend oder als dauernd wirksam gedacht werden. Wenn nun dennoch auch Lamellen mit entgegengesetzt orientierten Ellipsoiden vorhanden sind, so können die gegebenen Zugwirkungen nicht an ihrer Orientierung schuld sein.

Wenn wir nun ausserdem bedenken, dass diese Elastizitätsellipsoide parallel den Streifungsrichtungen orientiert sind und deshalb in komplizierteren Fällen, z. B. bei Cladophora hospita, nicht longitudinal und quertangential stehen, sondern Winkel von etwa 20° mit diesen Richtungen bilden, so tritt uns die Unmöglichkeit einer Zurückführung auf Spannungen erst recht vor Augen. Hier müssten Torsionen stattfinden, die ausser N. J. C. Müller noch niemand als wirklich vor sich gehend anzunehmen gewagt hat, bald rechts herum, bald links herum und in fortwährendem Wechsel mit einander. — Die Micellen sind vielmehr schon bei der Bildung der Lamellen bestimmt angeordnet.

Was mir hier, für die Algenmembranen, als bewiesen erscheint, dürfte für die vegetabilischen Zellmembranen überhaupt zu Rechte bestehen. Es scheint mir dies aus dem Zusammenhang zwischen Doppelbrechung und Streifung hervorzugehen, den zuerst Dippel und später und vollständiger A. Zimmermann[1]) hervorgehoben haben. Die Streifung kann auch nicht durch Zug- und Druckwirkungen auf eine homogene Lamelle hervorgebracht sein, sie beruht stets auf inneren Verhältnissen, die bei der Anlage der Lamelle durch die Plasmahaut bestimmt wurden.

Damit soll natürlich nicht gesagt werden, dass Zug- und Druckwirkungen nicht die Doppelbrechung modifizieren können und werden. Habe ich doch selbst an anderer Stelle eine solche Modifikation für die Doppelbrechungsverhältnisse in der Epidermis von Hyacinthus wahrscheinlich zu machen gesucht (l. c. S. 277).

Leider gestattet uns das Objekt nicht, eine weitere Frage: ob die Anisotropie in der Anordnung der Micelle liege, oder in ihnen selbst, zu entscheiden.

1) Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. II. S. 124.

Wir kommen nun noch auf die Entstehung der Streifung und Schichtung zu sprechen.

Die Streifung, d. h. die feine Faltung der Lamellen, auf welcher jene beruht, ist das Produkt eines nachträglichen (Wachstums-) Prozesses. Wenigstens schienen mir die jüngsten, innersten Lamellen von Cladophora etc. ungestreift.

Unsere Algenmembranen können als besonders klares Beispiel dafür dienen, dass die Entstehung der Streifung nicht auf mechanische Einflüsse zurückführbar ist. Es war v. Höhnel[1]), der einen solchen Zusammenhang angenommen hat, freilich noch auf der Vorstellung von einem sich gegenseitig Durchsetzen der Streifungssysteme — einer Areolierung der Lamellen im Sinne Nägeli's — fussend. »Die Richtung der Streifung wird einfach durch den Grad und die Art der Dehnung und die Homogeneität der Membranen bewirkt.« Die Berechtigung dieser Vorstellung unter der erwähnten, von v. Höhnel gemachten, inzwischen als unrichtig erkannten Voraussetzung zu besprechen, würde uns zu weit führen. Eine Uebertragung derselben auf die thatsächlichen Verhältnisse — in den einzelnen Lamellen nur Streifung in einer Richtung — ist nicht möglich. Es bleibt sich dabei ganz gleich, ob die Streifung auf innerer Struktur — etwa Wassergehaltsdifferenzen — beruht, oder auf Faltung, die ja im Grunde auch durch innere Struktur bedingt ist.

Wir haben den Zug, der auf die neu entstandene Membranlamelle in der cylindrischen Algenzelle wirken kann, bereits kennen gelernt: der Turgor zieht an einem quadratischen Stück, das wir uns aus ihr herausgeschnitten denken, in der Querrichtung viermal stärker als in der Längsrichtung. Dies Verhältnis bleibt sich gleich, mag der Turgor abnehmen oder zunehmen, mag die Zelle durch eine Querwand sich teilen oder sich auf doppelte Länge strecken. Nimmt man nun an, die Streifung entstehe senkrecht zur Richtung des intensiveren Zuges oder parallel demselben, immer könnten die La-

1) Beiträge zur Pflanzenanatomie und Physiologie. VI. Bot. Ztg. 1882. S. 8. des S.-A.

mellen einer Membran nur Streifung in einer Richtung aufweisen (im ersteren Falle Längsstreifung, im letzteren Querstreifung). Wie nun gar auf diesem Wege Spiralstreifung zu Stande kommen könnte, ist ganz unerfindlich. — Man muss die Ursache, weshalb die eine Lamelle längsgestreift, die andere quergestreift ausfällt, oder weshalb die Streifung spiralig verläuft, schon in die Lamellen selbst verlegen und damit sind wir auf die Annahme zurückgekommen, die Richtung der Streifung sei durch die Struktur der Lamelle, die sie später aufweist, bedingt.

Die Struktur der neu apponierten Lamelle hängt jedenfalls mit der Struktur der peripherischen Hautschicht des Plasmas zusammen, in oder aus der sie entsteht. Eine sichtbare Struktur, etwa wie bei den Nadelholztracheiden nach Strasburger's [1]) Angaben, ist nicht zu erkennen. Das Plasma der Cladophoren zeigt die bekannte Kammerung durch beliebig orientierte Lamellen, die Hautschicht ist sehr dünn, Microsomen, der Streifung entsprechend angeordnet, sind nicht vorhanden. — Und doch müssen wir annehmen, dass eine bestimmte Struktur, etwa eine Anordnung der »Plasomen« in zwei Richtungen in regelmässige Reihen vorhanden ist, und dass diese Anordnung sich auf mehrere konzentrische Plasomenschichten erstreckt. Denn nur so können wir es erklären, wie die Streifungsrichtung in je zwei, direkt auf einander folgenden Lamellen verschieden, in jeder zweiten Lamelle aber — immer fast auf den Grad genau — gleich ausfallen kann. Es kann das Plasma hier kaum aus »Erinnerung« den richtigen Neigungswinkel wieder treffen; die Umwandlung der »Plasomen« in »Dermatosomen« wird sich nur immer auf die äussersten Schichten erstrecken und der Abgang muss durch innen neu anschliessende Plasomenschichten gedeckt werden. Ich bin hier der Anschauung Wiesner's über Membranbildung gefolgt, nicht weil ich sie für ganz richtig hielte, sondern weil sie zur Versinnbildlichung der Abhängigkeit der Lamellenstruktur vom Plasma dienen kann. Warum das eine Mal die Dermatosomen in der

1) Zellhäute, S. 51.

einen Richtung ihrer Anordnung fester verwachsen, das andere Mal in der anderen dazu ungefähr senkrechten, wird Wiesner selbst nicht erklären können.

Die Art, in der die Lamelle gebildet wird, halte ich für noch nicht ermittelt. Ein »Sekretionsprozess« auf der Plasmahaut erscheint ausgeschlossen. Ob die Cellulosemicellen oder die von ihnen gebildeten grösseren Komplexe, die Wiesner als Dermatosomen bezeichnet, nur in der Plasmahaut entstehen oder durch Umwandlung derselben, resp. ihrer Plasomen, halte ich noch für eine offene Frage. In neuester Zeit glaubte Buscalioni[1]) die Umwandlung der Plasomen in Dermatosomen direkt nachgewiesen zu haben durch die beobachteten Uebergangsfärbungen mit Jod und Schwefelsäure und die zunehmende Resistenz gegen Eau de Javelle. Die Thatsache soll nicht angetastet werden, etwas ähnliches habe ich selbst bei den fadenförmigen Plasmaeinschlüssen in der Membran von Bornetia kennen gelernt (S. 301), dagegen lässt sie sich einstweilen auch noch anders auffassen. Ganz abgesehen davon, dass die Identität des Umwandlungsproduktes mit Cellulose nicht genügend festgestellt ist, würde auch eine Mischfarbe zu beobachten sein, wenn das Dermatosom am Plasom entstände wie das Stärkekorn am Stärkebildner oder im Chlorophyllkorn. Und doch denkt man hier nicht an eine direkte Umwandlung der plasmatischen Substanz in Stärke. Ich gedenke darauf an anderer Stelle zurückzukommen.

Dass jede neu apponierte Lamelle eine bestimmte Struktur erhält, beweist ausser ihrem Wachstum in bestimmter Richtung, durch das die Faltenstreifung entsteht, die Möglichkeit, sie (parallel der Faltenrichtung) zu zerfasern, und ihre Doppelbrechung. Der Zusammenhang dieser Struktur mit jener der Plasmahaut der Zelle geht aus der Existenz jener schon erwähnten (S. 280) linienförmigen Plasmaeinschlüsse, parallel der Faltenrichtung, hervor, deren Zusammenhang mit den bei Behandlung mit Jod und

1) Contribuzione allo studio della membrana cellulare, I und II. Malpighia, Anno VI. 1892.

Schwefelsäure auftretenden blauen Linien ich früher betont habe. Sie entstehen zweifellos dadurch, dass die Cellulosebildung auf linienförmigen Stellen der Plasmahaut unterbleibt, das eingeschlossene Plasma modifiziert sich dann — wie, bleibt zu untersuchen — so weit, dass es sich mit Jod und Schwefelsäure violett färbt (wie die Plasmaeinschlüsse in Bastzellen es zuweilen auch thun), ohne vollständig identisch mit der Hauptmasse der Lamellensubstanz zu werden.

Ist einmal die homogen erscheinende Lamelle gegeben, so bildet sie, durch Flächenwachstum in bestimmter Richtung ohne entsprechende Vergrösserung des von ihr bedeckten Areales, feine Falten und erscheint nun gestreift, senkrecht zu der Richtung dieses Wachstumes. Die Ungleichheit wird bedingt durch die innere Struktur der Lamelle. In welcher Richtung auch die Faltung ausgebildet wird, immer hat der hydrostatische Druck in der Zelle das Bestreben, die Falten auszudehnen. Das Wachstum, auf dem ihr Entstehen beruht, geht also unabhängig vom Turgor vor sich. Worauf es beruht, muss unentschieden bleiben. Zwar giebt Krasser [1]) Eiweiss in den Membranen von »Cladophora bombycina Agard« (womit wohl Conferva bombycina Ag. gemeint sein wird) »und andern Spezies« an; meine Versuche mit Millons Reagenz, irgend merkliche Färbungen an frischen Cladophoren hervorzurufen, schlugen fehl. Aber auch wenn die Lamellen wirklich Eiweiss enthielten, so braucht dasselbe ja noch lange kein lebendes Eiweiss zu sein. Es ist wahrscheinlicher, dass wir einen einfachen Intussusceptionsvorgang vor uns haben, wie wir solche für Fälle, wo sicher kein Eiweiss in der Membran vorhanden ist, doch annehmen müssen, wie für Gloeocapsa, Petalonema, Apiocystis [2]).

Die Schichtung entsteht (in den vorliegenden Fällen) nie

1) Untersuchungen über das Vorkommen von Eiweiss in der pflanzlichen Zellhaut. Sitzb. d. kais. Akad. der Wissensch. Bd. XCIV. S. 29 d. S.-A.

2) Vergl. hierüber: C. Correns, Ueber Apiocystis Brauniana Naeg. Diese Beiträge, Seite 252—259.

durch Spaltung der Lamellen im Sinne Nägeli's, sondern geht aus aufeinandergelagerten Lamellen hervor. Dass Lamellen-Apposition vorkommt, beweisen die Plasmaeinschlüsse, die sich oft nachweisen lassen. Bei Cladophora hospita fand ich selbst kleinere Exemplare der schönen würfelförmigen Proteinkrystalloide in der Membran fast unversehrt eingeschlossen, und bei Cladophora (Spongomorpha) arcta ganze Stücke des plasmatischen Wandbeleges mit Stärkekörnern, die freilich zerquetscht aussahen (Fig. 18 Längsschnitt, Fig. 19 Flächenansicht). Wie die Lamellen regelmässig Stück für Stück auf einander abgelagert werden, das zeigen die bald zu besprechenden Plasmaeinschlüsse bei Bornetia sehr schön. Da die Schichtung durch Wassergehaltsdifferenzen zu Stande kommt, so muss jede apponierte Lamelle aus zwei Schichten, einer dichteren und einer weicheren, entweder von Anfang an oder durch spätere Differenzierung, bestehen.

Wenn der Zellfaden einer Chaetomorpha sich in die Länge streckt, so müssen bei der Einschachtelung der Zellhäute in einander, die durch die intercalaren Teilungen bedingt sind, fortwährend äussere Lamellenkomplexe entweder zersprengt werden oder irgendwie der Längenzunahme der inneren folgen. Das Zersprengen kann man hin und wieder beobachten, z. B. beim Hervorwachsen von Aesten, es ist aber hier kein regelmässiger Vorgang, wie z. B. bei Trentepohlia Jolithus (Ag.) (vergl. S. 297).

Es fragt sich nun, wie die Längenzunahme zuwege kommt, ob durch aktives Wachstum oder durch Dehnung. Im letzteren Falle muss man bekanntlich wieder unterscheiden zwischen einer Dehnung, die immerfort durch Intussusceptionswachstum ausgeglichen wird, oder einer einfachen, mit bleibender Verlängerung verbundenen Dehnung.

Die Lamellen werden nach aussen zu immer dünner und dies Verhalten scheint für die Dehnung zu sprechen. Dass sie nach einer Zeit aktiven Wachstumes wirklich ausgeführt wird, soll nicht bestritten werden, dagegen lässt sich zeigen, dass vorher die Ver-

längerung auf aktivem Wachstum beruhen muss. Es lehrt dies die Streifung. Wir sahen schon, dass ihr Zustandekommen auf Flächenwachstum, unabhängig vom Turgordruck, in der Zelle beruht. Es lässt sich nun nicht denken, dass eine Lamelle, die während des Längenwachstums ihre Faltung senkrecht zur Wachstumsrichtung ausbildet oder beibehält, für die Längenzunahme die Turgordehnung nötig hat. Sie leistet ja schon an und für sich mehr, als diese bewirken könnte.

Die Streifung bietet aber noch ein interessantes, bisher unbesprochen gebliebenes Verhalten, das uns gestattet, auch die übrige Längenzunahme (eine Zeit lang) als unabhängig vom Turgor hinzustellen. Wir beschränken uns auf die Längsstreifung. Diese verläuft, wie wir sahen, bei einigen Algen nicht genau longitudinal, parallel der Zellaxe, sondern mehr oder weniger dazu geneigt, schräg ansteigend. Nun besitzen alle steil schräg gestreiften, übereinanderliegenden Lamellen dieselbe Neigung der Streifung zur Zellaxe, obwohl sie in verschiedenen Tiefen der Membran liegen und sicher verschiedenen Zellgenerationen angehören. Dies zeigt sich deutlich an den Stellen, wo zwei Zellen an einander stossen und oft dreieckige »Zwickel« auftreten, die die äusseren Lamellen allein zeigen. Noch weiter draussen ist von Streifung freilich nichts mehr zu sehen. — Wenn die Verlängerung der Lamellen nur auf Dehnung in irgend einer Form beruhen würde, müssten die gedehnten Lamellen anders geneigte Streifung besitzen. Dies lehrt ein Blick auf die nebenstehende Zeichnung. Fig. 1 stellt eine Lamelle, einen aufgeschnittenen, flach ausgebreiteten Cylindermantel, dar, a b bedeutet die Neigung der Streifung zur Zellaxe, die hier 20° betragen

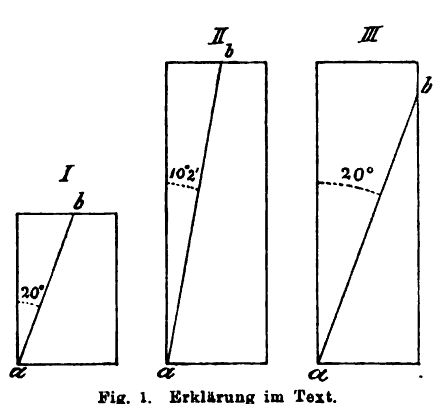


Fig. 1. Erklärung im Text.

soll. Wird diese Lamelle nun auf doppelte Länge ausgezogen, wie in Fig. II angenommen wurde, so muss die Streifung steiler werden, der Neigungswinkel zur Senkrechten sinkt von 20° auf etwa 10° 20′ herab, wenn wir von Torsionen ganz absehen. In der That bleibt er aber gleich, wie es bei Fig. III angenommen wurde. Da also, wenigstens zunächst, Dehnung in keiner Weise eingreifen kann, muss die Verlängerung auf aktivem Wachstum beruhen. Später mag dasselbe erlöschen und die Schichten dann wirklich gedehnt, eventuell gesprengt werden. Darauf mag auch die Dickenabnahme, die die äussersten Lamellen aufweisen, beruhen, vielleicht wirkt auch Wasserabgabe mit, so dass mit der Verschmälerung eine Verdichtung vor sich geht. Wie nun das aktive Wachstum der Lamellen geschieht, kann nach der rein mechanischen Seite hin nicht ganz leicht vorstellig gemacht werden, wie mir scheint. Dies kann natürlich an der zu Grunde liegenden Thatsache nichts ändern.

Die Characeen verhalten sich wesentlich abweichend von den bisher besprochenen Algen. Die Membran der Internodialzellen der untersuchten Nitellen (N. syncarpa (Thuill.) und vor allem N. opaca (Ag.), von der ich lebende Exemplare durch die Güte von Herrn Dr. Migula in Karlsruhe erhielt), liessen, von der Fläche betrachtet, eine nur wenig ausgesprochene Streifung in zwei Richtungen erkennen. Ein System heller Streifen verlief ungefähr quer (etwa 10° zur Horizontalen geneigt und rechtsansteigend), ein zweites, viel schwächer ausgebildetes längs, zuweilen waren noch einzelne Streifen in den diagonalen Richtungen erkennbar. Die Aenderung der Einstellung lehrte, dass jedenfalls Längs- und Querstreifen auf etwas verschiedenem Niveau liegen, und dass wir überhaupt verschiedene Systeme in verschiedenen Lamellen unterscheiden müssen. Die hellen Streifen waren verschieden lang, meist nur sehr kurz, häufig nicht ganz gerade und gewöhnlich weit von einander abstehend. So sah man nur helle

Linien auf dunklerem Grunde, ein Wechsel heller und dunkler Streifen, wie er die typische Streifung bildet, kam nicht zu Stande.

Mohl [1]), der Entdecker dieser Struktur, giebt an, dass die Querstreifung ein Netz von langgezogenen Maschen bilde, während der Länge nach dickere Faserbündel, oft wellenförmig gebogen, verliefen. Diese longitudinalen »Faserbündel« sind wohl sicher beim Austrocknen entstandene Falten. Mohl scheint aufgeweichte Herbarexemplare benutzt zu haben, wie ich aus der Zahl der untersuchten Nitellen (N. flexilis, mucronata, fasciculata, syncarpa) schliesse.

Das Aussehen der Streifung spricht sehr dafür, dass die hellen Streifen nichts anderes sind als Falten. Der Unterschied zwischen einer Lamelle aus einer Cladophora-Membran und einer Lamelle aus einer Nitella-Membran läge dann nur darin, dass bei der ersteren die Fältchen dicht gedrängt neben einander liegen, bei der letzteren weiter von einander entfernt, durch ungefaltete Strecken getrennt.

Lassen wir Chlorzinklösung auf die Membran einwirken, so treten dunkelviolette, fast schwarze Linien auf hellerem Grunde hervor. Besonders instruktiv sind jene Partien im Präparat, wo die Färbung eben begonnen hat, dort heben sich die scharfen violetten Linien besonders gut von dem noch kaum gefärbten Grunde ab. Später werden sie in demselben Masse undeutlicher, als die Intensität der Gesamtfärbung zunimmt. Die Linien zeigen verschiedene Dicke. Die dickeren verlaufen ungefähr quer, seltener längs und schräg, sie entsprechen den schon erwähnten hellen Streifen und laufen ganz fein aus, verästeln sich auch. Die feineren verlaufen vorzüglich längs und bilden oft ein Netzwerk mit langgezogenen Maschen in den inneren, tiefer liegenden Schichten der Membran, wo die Querlinien weniger häufig zu sein scheinen. — So kommt eine Zeichnung der Membran zu-

---

1) Die Untersuchung des Pflanzengewebes mit Hilfe des polarisierten Lichtes. Botan. Zeitg. 1858. Sp. 14.

Stande, die man dem Aussehen nach am ehesten mit der stark gesprungenen Glasur eines irdenen Tellers vergleichen kann.

Wie Chlorzinkjod wirkt auch Jodjodkalium und Schwefelsäure, wenn diese letztere in der richtigen Konzentration angewendet wird.

Die Behandlung mit Eau de Javelle oder dem Schulze'schen Macerationsgemisch ändert an dem Verhalten der Membran gegenüber Chlorzinkjod nichts Wesentliches. — Die verschieden gerichteten Linien gehören, jedenfalls der Mehrzahl nach, auch verschiedenen Lamellen an. Beim Aendern der Einstellung kann dieselbe Richtung der Linien mehrmals auftauchen und wieder verschwinden. Wie der optische Längsschnitt, besser noch Querschnitte lehren, färbt sich nicht die ganze Membran gleichmässig mit Chlorzinkjod, es nimmt vielmehr nur ein verhältnismässig schmaler, ziemlich weit nach innen gelegener Schichtenkomplex das Jod in reichlicherer Menge auf, die äussere (Gallert-) Schicht und ein innerster Komplex bleibt ungefärbt. Nur die sich färbenden Lamellen zeigen die Streifung und die Linien.

Beim Zerquetschen der mit Chlorzinklösung behandelten Membranen erfolgt ein wirkliches Zerreissen der Lamellen in den dunkelvioletten Linien. Hiebei vorzüglich kann man sich davon überzeugen, dass die senkrecht aufeinanderstehenden Linien verschiedenen Lamellen angehören.

Die optische Elastizitätsellipse liegt in der Flächenansicht der Membran erwachsener Internodialzellen quer, also parallel der deutlicheren (Quer-)Streifung. In Wirklichkeit sind wohl hier wie bei den Cladophora-Arten (S. 282) Lamellen mit längs orientierten und solche mit quer orientierten Ellipsen vorhanden, nur überwiegen hier die letzteren.

Die Streifung, die wir an der frischen Membran unterscheiden, beruht nach dem Mitgeteilten wohl sicher auf Bildung feiner Falten in den Lamellen. Ausserdem müssen aber noch Differenzierungen in den Lamellen vorhanden sein, die an und für sich keine sichtbare Struktur bedingen, auf denen aber das Auftreten der violetten Linien während der Einwirkung von Chlorzinkjod oder Jod

und Schwefelsäure, sowie die in den verschiedenen Richtungen ungleiche Kohäsion der einzelnen Lamellen beruht.

Worin diese Differenzen des näheren bestehen, bleibt noch zu ermitteln. Dass sie als Folgeerscheinung auf mechanische Einwirkung hin auftreten können, scheint mir aus folgender Beobachtung hervorzugehen. Herbarmaterial zeigt oft längs oder schräg verlaufende grobe Falten, die durchs Austrocknen entstanden sind. Diese Falten bleiben auch nach dem Aufweichen wenigstens teilweise erhalten. Während der Einwirkung von Chlorzinkjod treten diesen Falten entsprechende Züge von violetten, geraden oder verbogenen Linien hervor, die genau den gewöhnlichen Längs- und Querlinien entsprechen. Dies spricht dafür, dass diese Linien erst im Austrocknen entstanden sind und dass wir in der sich intensiver violett färbenden Substanz nur eine physikalische, nicht eine chemische Modifikation der Hauptmasse der Lamelle vor uns haben. Eine solche Modifikation können wir auch aus der Substanz der Nerium-Bastzelle durch Quetschen hervorbringen.

Da die frische Membran auch solche Linien aufweist, können natürlich nicht alle auf diesem Wege entstanden sein. Für die normal vorhandenen Längs- und Querlinien müssen wir also nach anderen Ursachen uns umsehen. Jedenfalls können wir die Linien nicht als wirkliche Risse ansprechen, da sonst, sobald die ersten entstanden wären, die weitere Dehnung, die sie hervorgerufen hat, sie nur vergrössern, verbreitern würde, statt neue zu verursachen. Eine ähnliche Ueberlegung lehrte uns ja auch aus dem Verhalten der Streifung der Bastzellen an den lokal erweiterten Stellen die dunklen Streifen als etwas anderes als blosse Spalten erkennen.

Dass diese mit Chlorzinkjod violett werdenden Linien und die dunkelblauen Linien der mit Jod und Schwefelsäure behandelten Cladophora-Membranen grosse Aehnlichkeit besitzen und vielleicht identisch sind, braucht wohl kaum extra hervorgehoben zu werden.

Sehr verschieden von allen bisher betrachteten Algen verhalten sich die Trentepohlia-(Chroolepus-)Arten. Von den mir vorliegenden Arten studierte ich besonders Trentepohlia Jolithus (Ag.) an Herbarmaterial. Kützing[1]) hat, soviel ich weiss, zuerst die eigenartige Struktur ihrer Membranen beachtet und als »spiralfaserige Struktur der Membran und der Cuticula« beschrieben und — viel zu schematisch — abgebildet. Besser hat sie in neuester Zeit G. Karsten[2]) geschildert, indem er von einem »rissigen oder zerklüfteten Aussehen« spricht. Vielleicht ist die Bezeichnung »zottig« noch zutreffender. Wir sehen die Fadenoberfläche bedeckt von hellen, kurzen, etwas gebogenen, breit einsetzenden und nach oben (gegen die Spitze des Zellfadens) sich verjüngenden Streifen, die wie Leistchen aussehen, ungefähr longitudinal verlaufen, im übrigen aber keine regelmässige Anordnung erkennen lassen.

Bettet man Fäden mit imbibierten Membranen in Kanadabalsam ein, so wird die »Streifung«, falls kein adhaerierendes Wasser vorhanden war, viel schwächer, ohne jedoch ganz zu verschwinden. Dies beweist sofort, dass wir es der Hauptsache nach wirklich mit Leistchen, also einem Fall von Membranskulptur, zu thun haben.

Lässt man Chlorzinkjod auf die Fäden einwirken, so sieht man dort, wo die Färbung beginnt, dass die Leistchen sich viel intensiver färben als die übrige Membransubstanz. Später erscheint der ganze Faden gleichmässig schwarzviolett. Durch Quetschen lässt er sich dann in einzelne, ein- bis mehrzellige Abschnitte zerlegen, die am oberen Ende einen leeren, aus den äusseren Membranschichten bestehenden Trichter besitzen, etwa von der Länge eines Zellgliedes, während am unteren Ende sich keilförmig verschmälernde innere Membranschichten ein Zelllumen umschliessen. Dies Verhalten weist auf einen Aufbau der Membran aus lauter

1) Tab. phycol. Bd. IV. S. 21.

2) Untersuchungen über die Familie der Chroolepideen. Annal. d. Jard. Botan. de Buitenzorg. Vol. X. pag. 1—66.

trichterförmigen Lamellen hin [1]). Der beim Zerquetschen sich loslösende Trichtersaum zeigt nun die Leistchen wieder, gewöhnlich aber nicht als freie Fasern, sondern untereinander durch eine merklich schwächer tingierte Masse verbunden, die nur zuweilen am Rande, zwischen den Enden der Leistchen, ausgeschnitten erscheint.

Von einem Entstehen der Leistchen durch »Zerreissen«, wie etwa bei der Borke der Bäume, kann also keine Rede sein. Dies lehrt auch der fertige Zustand, ganz abgesehen von dem Vorhandensein einer die Leistchen verbindenden Masse. Denn die Distanz der neben einander liegenden Leistchen ist zu gross, als dass sie durch das mit dem radialen Nachaussenrücken verbundene tangentiale Auseinanderweichen erklärt werden könnte. Wir haben vielmehr Differenzierungen vor uns, die ihr eigenes Wachstum führen und so zu Membranvorsprüngen werden. Dabei erlangen sie die Fähigkeit, sich mit Chlorzinkjodlösung intensiver als die übrige Membransubstanz zu färben, eine Fähigkeit, aus der wir nach dem früher Angeführten nicht notwendig auf die Anwesenheit einer chemisch verschiedenen Substanz zu schliessen haben.

Ich stelle nun noch die Familien und Gattungen der Chlorophyceen zusammen, bei denen ich Spezies mit gestreiften Zellmembranen entweder selbst gefunden habe oder in der Litteratur erwähnt finde. In Ermangelung von etwas besserem halte ich mich bei der Aufzählung an Wille's Bearbeitung dieser Algenreihe in Engler und Prantl's natürlichen Pflanzenfamilien (I. Teil, 2. Abteilung).

1) Das Wachstum des Zellfadens von Trentepohlia Jolithus ist ein streng acropetales, die Endzelle ist zugleich Scheitelzelle, sekundäre Teilungen fehlen. Es geht dies, ausser aus dem Bau der Membran, aus dem eigentümlichen Verhalten der Scheidewände hervor, auf das ich hier nicht näher eingehen kann. — Das Dickenwachstum der Membran geht durch Apposition von Lamellen vor sich, die an der Spitze gesprengt und durchwachsen werden. Man findet zahlreiche Einschlüsse zwischen den Lamellen, die mit Chlorzinkjod bald gelbbraun, bald violett werden, oder Mittelfarben annehmen.

Keine Streifung fand ich bei Hydrodictyaceen (Hydrodictyon)[1], Ulothrichaceen (Ulothrix thermarum, Hormiscia zonata, Conferva var. spec.), Mycoideaceae (Phycopeltis), Oedogoniaceen (Oedogonium), Coleochaetaceen (Coleochaete), Botrydiaceen (Codiolum), Derbesiaceen (Derbesia), Vaucheriaceen (Vaucheria), Caulerpaceen (Caulerpa prolifera) und Dasycladaceen (Dasycladus, Acetabularia). Von den Cylindrocapsaceen, Phyllosiphoniaceen, Gomontiaceen und Sphaeropleaceen konnte ich keine Repräsentaten untersuchen.

Für die übrigen Familien fand ich folgendes:

Gattungen, bei denen Membranstreifung nachgewiesen werden konnte.	Gattungen, bei denen keine Membranstreifung nachgewiesen werden konnte.
Chaetophoraceen	
Trentepohlia	Stigeoclonium
Cladophoraceen	
Chaetomorpha spec. var.	Urospora penicilliformis
Rhizoclonium riparium	Pithophora Kewensis
Cladophora spec. var.	
Spongocladia [2])	
Pithophora polymorpha	
Bryopsidaceen	
Bryopsis? pachynema	Bryopsis spec. var.
Codiaceen	
? Codium Bursa [3])	Codium tomentosum
	Chlorodesmis
	Udotea
	Halimeda

1) Die untersuchten Gattungen der Familien sind in Klammern beigesetzt.

2) Von G. Murray und L. Boodle angegeben (On the structure of Spongocladia Aresch. Annals of Botany 1888. II.).

3) Von Agardh angegeben (Algae maris mediterr.), von mir — freilich nur an Herbarmaterial — mit negativem Resultate nachuntersucht.

Valoniaceen

? Apjohnia [1]
Valonia
Dictyosphaeria
Chamaedoris
Struvea [2]
Microdictyon
Anadyomene

? Blastophysa

Characeen

Nitella
Chara

Die Beobachtungen sind noch sehr lückenhaft und doch glaube ich bereits jetzt aus ihnen den Schluss ziehen zu dürfen, dass die Ausbildung sichtbarer »Streifung« der Membranen als systematisches Charakteristikum benützt werden kann. Dass Trentepohlia und die Characeen eigentümliche, vom allgemeinen Verhalten abweichende Verhältnisse bieten, habe ich schon ausgeführt. Sehen wir von ihnen ab, so bleiben uns Familien mit fast ausschliesslich gestreiftwandigen Gattungen (Valoniaceen, Cladophoraceen) und solche, in denen einzelne Gattungen und Arten sind, die entweder deutliche Streifung aufweisen (Bryopsis pachynema) und dann wohl sicher anderswo hingehören, oder bei denen das Vorkommen der Streifung nicht sicher konstatiert ist (Codiaceen). Manche Ausnahmen (Urospora und Pithophora Kewensis) sind wohl nur scheinbare, indem die Struktur wohl vorhanden ist, aber nicht deutlich wird.

II. Florideen.

Ueber die Streifung der Florideen-Zellmembranen kann ich mich kurz fassen. Wo ich wirkliche Streifung fand (Siphonen von Polysiphonia complanata Ag.) war sie nicht wesentlich von der-

1) Von Agardh angegeben (Till Alg. Syst. Nya Bidr. 5 Afd. Siphon. p. 106).

2) Von G. Murray und L. Boodle angegeben (A structural and systematical acount of the genus Struvea, Annals of Botany 1888. II.)

jenigen der Cladophorenmembranen verschieden: sie war als feine Fältelung oder Runzelung der Lamellen in der Längsrichtung oder der Querrichtung ausgebildet. Bei Halurus equisetifolius (Ag.) fand ich nur grobe Faltung (der vorher ausgetrockneten Membran).

Der Querschnitt durch die Membran der (grossen) Siphonen von Polysiphonia complanata Ag. zeigte, mit Chlorzink behandelte, zahlreiche, sich intensiv färbende, wellige, zum Teil ausserordentlich regelmässig, aber von einander unabhängig gebogene Lamellen, die durch farblos bleibende Schichten getrennt wurden (Fig. 23. 24). Das eine waren offenbar die dichteren, das andere die weicheren Lamellen.

Bietet so das Verhalten der Falten-Streifung wenig Neues, so ist die Längsstreifung durch Plasmaeinschlüsse zwischen den Lamellen der Membranen bei einigen anderen Florideen um so interessanter. Besonders geeignet erwies sich für das Studium dieser Verhältnisse Bornetia secundiflora (Ag.). Hier beobachtet man, vorzüglich in der Nähe der Querwände, feinere und gröbere, oft stellenweise etwas knotenförmig angeschwollene, selten verbogene Fäden in der Membran, von denen einige in Fig. 22 dargestellt wurden. Bald stehen sie schaarenweise beisammen, bald sind sie mehr vereinzelt vorhanden, immer treten während der Aenderung der Einstellung neue auf und früher gesehene verschwinden. — Wie der optische Längsschnitt zeigt, wird die Membran aus abwechselnden, stärkerbrechenden dichten und schwächerbrechenden weichen Lamellen aufgebaut; die dichten sind die dünneren. Die Fäden liegen stets in oder an den dichten Lamellen.

Stellt man Querschnitte durch die Zellmembran her, von Material, das in Gummi eingebettet wurde, so erkennt man, vorzüglich auf Zusatz von Jod-Jodkaliumlösung hin, die Fäden als Punkte wieder, die zwischen den kaum kenntlichen Lamellen deutlich in radiale Reihen gestellt sind und oft, aber nicht immer, sich bis auf eine vorspringende Zacke des Plasmakörpers der Zelle zurückverfolgen lassen (Fig. 20). Manchmal treten konzentrische Punktreihen an die Stelle der radialen, die Punkte selbst besitzen

ungleiche Grösse, wie die Fäden ungleich dick sind, deren Querschnitte sie darstellen. Verquillt die Membran stärker, so kann man auf den dann meist umgefallenen Lamellen die Fäden deutlich erkennen (Fig. 21).

Setzt man Chlorzinkjod zu solchen Querschnitten, so färben sich die Punkte teils braunrot, teils violett, zum Teil nehmen sie auch vermittelnde Farbtöne an, während sich die Grundsubstanz schwach violett färbt. Manchmal erkennt man an einer Radialreihe alle Uebergangsstadien von braunrot bis violett, von innen nach aussen aufeinander folgend. Dies Verhalten und die deutlichen Beziehungen zum Plasmakörper der Zelle, die sich zuweilen beobachten lassen, veranlassen mich, in den Fäden Plasmareste zu sehen. Bei der Umwandlung der peripherischen Plasmaschicht in eine Membranlamelle unterbleibt die Entstehung der Membransubstanz auf linienförmigen Streifen, sei es, dass an diesen Stellen keine Umwandlung des Plasmas in Cellulose vor sich geht, sei es, dass die Bildung von Cellulosemicellen und die Verdrängung des Plasmas hier unterbleibt; beides aus Gründen, die in dem Plasma selbst liegen. Später metamorphisiert sich dann das eingeschlossene Plasma in eine Masse, die mit Chlorzinkjod Violettfärbung giebt. Etwas ähnliches kommt ja auch sonst vor. So nimmt z. B. das zwischen den Zellhautschichten eingeschlossene Plasma an den Enden der lokal erweiterten Stellen der Bastzellen von Nerium mit Chlorzinkjod dieselbe Färbung an. Ob wir eine Umwandlung in Cellulose vor uns haben, ist eine andere Frage, jedenfalls ist die Umwandlung keine vollständige.

Dass das geschilderte Verhalten sehr hübsch den Aufbau einer ganzen Membran aus lauter übereinandergelagerten Lamellen beweist, brauche ich wohl kaum besonders hervorzuheben.

Im Folgenden stelle ich die wichtigeren Ergebnisse der vorstehenden Abhandlung zusammen.

1) Die »Streifung« der Algenmembranen beruht auf feiner Faltung ihrer Lamellen.

2) Jede gestreift erscheinende Lamelle ist für sich allein und nur in einer Richtung gefaltet.

3) Die Faltungsrichtung wechselt in den successiven Lamellen derselben Membran. Gewöhnlich stehen die Falten zweier direkt auf einander folgenden Lamellen ungefähr senkrecht auf einander und je die zweite Lamelle besitzt wieder die gleiche Faltungsrichtung.

4) Die Lamellen sind parallel der Faltung in Streifen von wechselnder Beschaffenheit — in chemischem oder physikalischem Sinne — differenziert. Auf dieser — direkt nicht wahrnehmbaren — Struktur beruht die Zerlegbarkeit der Lamellen in Fasern.

5) Die Richtung dieser Differenzierungsstreifung steht in den direkt auf einander folgenden Lamellen ungefähr senkrecht auf einander, in jeder zweiten ist sie wieder gleich.

6) Auf dieser inneren Struktur der Lamelle beruht die Ausbildung der Faltenstreifung, indem die Lamelle — senkrecht zur Streifenrichtung — in die Fläche wächst, ohne das von ihr bedeckte Areal vergrössern zu können. Flächenwachstum unabhängig vom Turgor.

7) Die Ausbildung der Streifung — sowohl der Faltung als der, jener zu Grunde liegenden, inneren Differenzierung — kann nicht durch mechanische Eingriffe auf homogen angelegte Lamellen (Zug) entstanden gedacht werden. Die Lamellen entstehen nicht, d. h. nur scheinbar, homogen (S. 286, 287).

8) Die Doppelbrechung der Lamellen kann weder durch einen, während ihrer Entwicklung wirksam gewesenen Zug, noch durch bleibende

Spannungen bedingt sein. Unentschieden bleibt, ob sie nur auf der — ohne Zugwirkung zu Stande gekommenen — Anordnung der Micelle oder auf deren eigener Doppelbrechung, bei von vorn herein gegebener Anordnung, beruht (S. 284 u. f.).

9) Die Schichtung wird durch Wassergehaltsdifferenzen sichtbar. Jede Lamelle lässt zwei Schichten, eine dichte und eine weiche, unterscheiden. Die weichen, die Falten der dichten ausfüllenden Schichten machen erst die Faltungsstreifung sichtbar, die also insoweit auch auf Wassergehaltsdifferenzen beruht (S. 270).

10) Verlängert sich ein Algenfaden (etwa von Chaetomorpha), durch intercalares Wachstum, so wachsen die vorhandenen Membranlamellen — wenigstens eine Zeit lang — aktiv, ohne Mitwirkung des Turgors, weiter (S. 290 u. f.).

Schliesslich gebe ich noch eine Uebersicht über die Ursachen, durch die die verschiedenen in der Litteratur angeführten »Membranstreifungen« sichtbar werden.

1. Streifung durch Wassergehaltsdifferenzen in glatten Lamellen: Bastzellen (der Apocyneen etc.), Epidermisaussenwände im Blatte von Hyacinthus.

2. Streifung durch feine Fältelung der dichteren Lamellen, sichtbar gemacht durch die weicheren, wasserreicheren Lamellen: Algenmembranen (von Cladophoraceen und Valoniaceen, etc.).

3. Streifung durch feine zentripetale Wandverdickungen: Nadelholztracheiden, einzelne Haare mit »gestreiften« Membranen (z. B. von Cereus).

4. Streifung durch feine zentrifugale Wandverdickungen: Haare mit gestreiften Membranen (z. B. von Urtica,

Haare an den Filamenten von Narthecium ossifragum Huds.), unter den Algen Trentepohlia-Arten.

Man wird am besten nur bei Fall 1, also bei Differenzierungsstreifung, kurzweg von »Streifung« sprechen und bei Fall 2 von Fältelung, bei 3 und 4 von zentripetaler und zentrifugaler Wandverdickung reden.

Ein Fall von Streifung im Sinne Wiesner's: chemische an sich wirksame Differenzen (die beim Austrocknen und Einbetten der Membran in ein gleich stark brechendes Medium erhalten bleiben müssten), ist mir nicht vorgekommen. Dagegen soll die Möglichkeit, dass die Streifung der Bastzellmembranen indirekt auf chemischer Differenzierung in Substanzen beruht, von denen die eine eine grössere Wassermenge als die andere aufnimmt, nicht bestritten werden. Ich verweise hiezu auf das in meiner früheren Arbeit über Membranstruktur (l. c. S. 326) Gesagte.

Figurenerklärung.

Sämtliche Figuren wurden unter Anwendung von Immersionssystemen — Hartnack No. 9, Zeiss Obj. 1/18 und apochrom. Obj. 2 mm — freihändig gezeichnet.

Fig. 1. Streifung der Membran von Cladophora hospita (Mert.) in der Flächenansicht.

Fig. 2. Streifung der Membran von Dictyosphaeria favulosa (Ag.), Flächenansicht einer freien Zellwand der Frons.

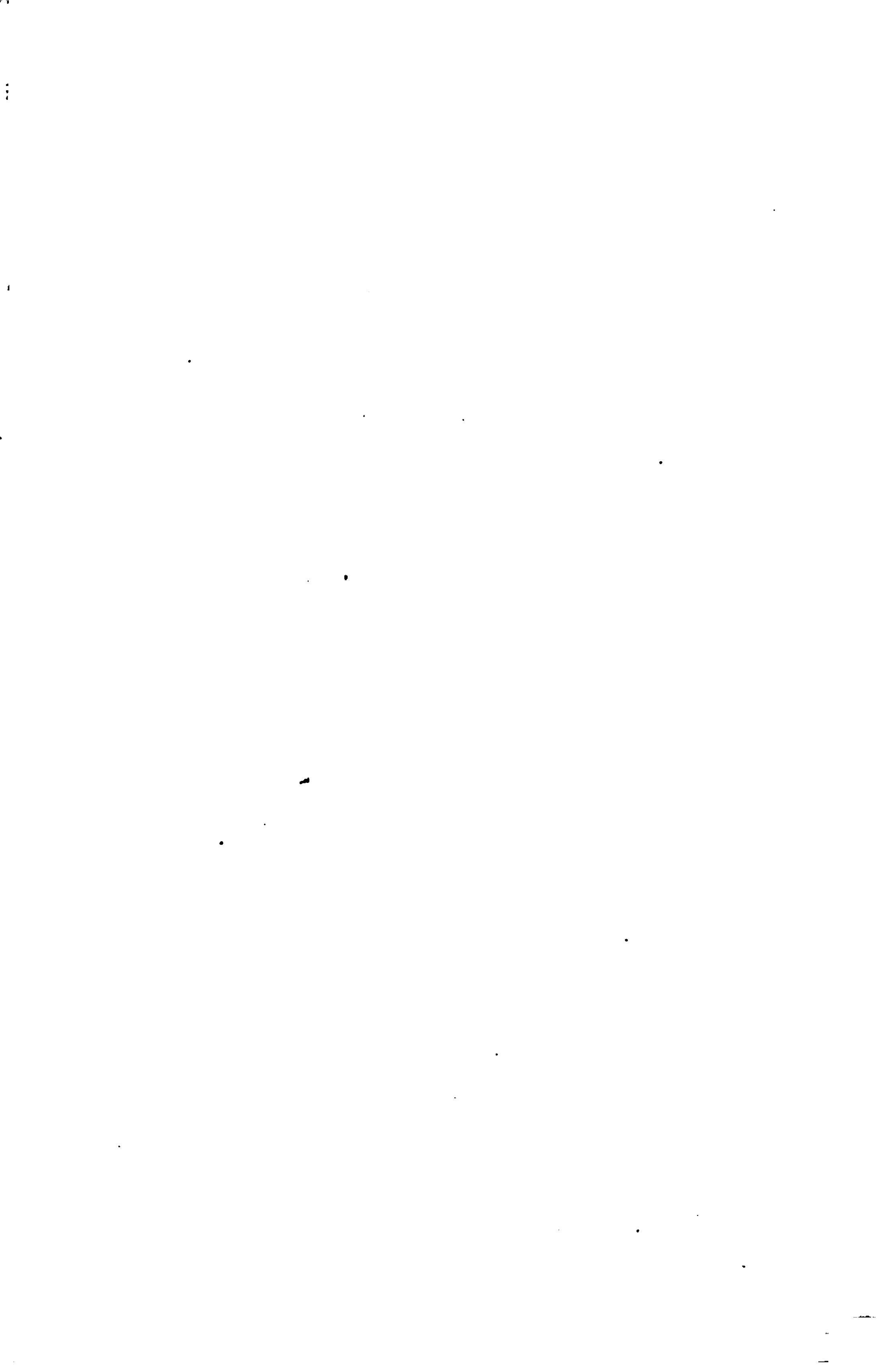
Fig. 3. Membran von Dictyosphaeria favulosa (Ag.) im Querschnitt.

Fig. 4. Membran von Cladophora hospita (Mert.) im Querschnitt.

Fig. 5. Schichtenkomplex von Cladophora hospita (Mert.), mit Jod und Schwefelsäure behandelt, von der Fläche gesehen, vor Beginn der eigentlichen Blaufärbung; ausser der Längsstreifung noch blaue Linien zeigend.

Fig. 6. Aehnliches Präparat nach stärkerer Einwirkung der Schwefelsäure, Streifung verschwunden, die eine Lamelle (durch Quetschen) verändert (gefaltet); stärker vergrössert.

Fig. 7. Rand eines Membranstückes, mit Jod und Schwefelsäure



behandelt, mit Rissen in der Richtung der Längsstreifung und querverlaufenden blauen Linien.

Fig. 8 und 9. Stücke von Querschnitten durch die Membran von Cladophora hospita (Mert.), mit Jod und Schwefelsäure behandelt; v die hellvioletten, b die blauen Lamellen, die bei Fig. 8 gegliedert erscheinen (Text S. 276 u. f.).

Fig. 10 und 11. Umgefallene, blaue Lamellen aus ähnlich behandelten Querschnitten, 10 wellig verbogen, 11 längsgefaltet. Vom nämlichen Objekt.

Fig. 12 und 13. Stücke von Lamellen mit verästelten blauen Linien aus gleichbehandelten Schnitten vom gleichen Material.

Fig. 14. Stück einer Lamelle mit quer verlaufenden Linien, längsgefaltet. Vergl. hiezu Text, S. 279.

Fig. 15. Teilweise Auflösung einer Lamelle in Fibrillen. Aus einem nach der Behandlung mit Eau de Javelle in Schwefelsäure zerquetschten Membranstück von Cladophora hospita (Mert.).

Fig. 16. Zwei aus Fibrillen gebildete Schleifen aus einem ähnlichen Präparat.

Fig. 17. Stück einer Membran von Cladophora hospita (Mert.), in der Flächenansicht bei mittlerer Einstellung, mit Körnchenreihen, den Streifensystemen entsprechend. (Der Winkel der beiden Systeme zu einander näherte sich in Wirklichkeit mehr einem rechten).

Fig. 18. Plasmaeinschlüsse mit Stärkekörnern, zwischen den Lamellen der Membran von Cladophora (Spongomorpha) arcta (Dillw.), optischer Längsschnitt, nach Behandlung mit Jodtinktur.

Fig. 19. Stück eines Plasmaeinschlusses mit Stärkekörnern zwischen den Membranlamellen, vom gleichen Objekt. Flächenansicht, nach Behandlung mit Jodtinktur.

Fig. 20. Querschnitt durch die Membran einer Zelle von Bornetia secundiflora (Ag.), von aufgeweichtem Material. (Vergl. Text, S. 300.)

Fig. 21. Stück eines ähnlichen, mit Jod und Schwefelsäure behandelten Querschnittes. Einzelne, resistentere, umgefallene Lamellen zeigen die intensiver violett gefärbten Längslinien.

Fig. 22. Fadenförmige Plasmaeinschlüsse zwischen den Lamellen der Membran von Bornetia secundiflora (Ag.), a normale, b (durch Verschiebungen während der Präparation?) verbogene Fäden.

Fig. 23 und 24. Stücke aus mit Chlorzinkjod behandelten dünnen Querschnitten der grossen Zellen im Stamm von Polysiphonia complanata Ag.

13.

Ueber eigenartige verkieselte Membranverdickungen im Blatte von Cyperus alternifolius.

Von

Dr. **A. Zimmermann.**

In der Epidermis des Blattes von Cyperus alternifolius fand ich eigenartige meist halbkugelförmig ins Lumen der Zellen hineinragende Verdickungen, die mir bisher ganz übersehen zu sein scheinen. Es wurden deshalb auch die morphologischen und chemischen Eigenschaften dieser Körper speziell untersucht, und es sollen nun die Ergebnisse dieser Untersuchung an dieser Stelle kurz mitgeteilt werden.

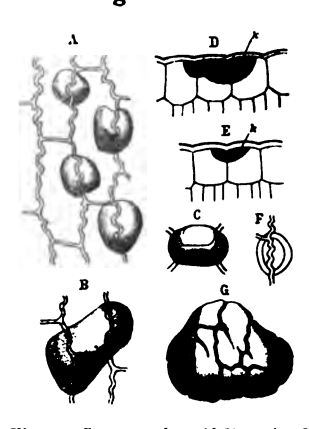


Fig. 1. Cyperus alternifolius. A—C Epidermiszellen in der Tangentialansicht. D u. E. Idem in der Querschnittsansicht; k kieselhaltige Verdickungen F Idem in der Tangentialansicht nach der Behandlung mit Flusssäure. G Kieselmasse durch Erhitzen mit konz. Schwefelsäure und Glühen isoliert.

Was zunächst die Gestalt der erwähnten Membranverdickungen anlangt, so erscheinen sie auf Tangentialschnitten durch das Blatt, wie Fig. 1, A—C zeigen, meist ungefähr kreis- oder ellipsenförmig; sie setzen sich vorwiegend an die Seitenwände an und ragen von hier aus ins Lumen der beiden benachbarten Zellen hinein. Nicht selten dehnen sie sich aber auch über grössere Zellkomplexe aus; so zeigt Fig. 1, B eine Verdickung, die sich bereits durch 4 Zellen fortsetzt; ausserdem wurden aber auch gar nicht selten noch grössere durch 10 und

mehr Zellen sich erstreckende Verdickungen beobachtet. Ewähnen will ich noch, dass besonders starke Verdickungen häufig von Haarzellen ausgehen oder auch um die Spaltöffnungen herum zu finden sind. Ausnahmsweise findet man aber auch Verdickungen, deren Zentrum in der Mitte der Tangentialwand einer gewöhnlichen Epidermiszelle liegt, die somit bei geringer Grösse mit den Seitenwänden gar nicht in Berührung treten.

Auf dem Querschnitt durch das Blatt beobachtet man ferner, dass die beschriebenen Verdickungen lediglich der Aussenwandung ansitzen (cf. Fig. 1, D u. E, k) und mehr oder weniger tief von dort aus ins Lumen der betreffenden Zellen hineinragen. Sie werden dabei von den Seitenwänden der Epidermiszellen durchsetzt, ohne dass ihre Begrenzungsfläche an diesen Stellen irgendwelche Unregelmässigkeiten zeigte.

Was nun die Verbreitung dieser Membranverdickungen anlangt, so habe ich dieselben bisher nur in den Blättern von Cyperus alternifolius aufgefunden, und zwar finden sie sich auch hier nur innerhalb sehr alter Blätter, die schon seit längerer Zeit vollständig ausgewachsen sind, und ich habe sie hier stets in der Nähe der Spitze in besonders reichlicher Menge angetroffen. Eine Bevorzugung der Blattober- oder unterseite konnte ich nicht nachweisen. In jüngeren Blättern von Cyperus alternifolius, sowie auch in jüngeren und älteren Stengelteilen dieser Pflanze habe ich derartige Verdickungen dagegen in keinem Falle angetroffen. Dass aber das Auftreten derselben in älteren Blättern trotzdem kein rein zufälliges sein kann, scheint mir daraus hervorzugehen, dass ich dieselben hier in Blättern, die von einer Anzahl verschiedener Exemplare stammten, ausnahmslos antraf.

Die mit den beschriebenen Membranverdickungen ausgeführten Reaktionen zeigten nun, dass der Hauptbestandteil derselben durch Kieselsäure gebildet wird. Man kann sich hiervon am besten überzeugen, wenn man Tangentialschnitte von dem betreffenden Blatte nach der Sachs'schen Methode mit konzentr. Schwefelsäure auf einem auf ein Platinblech gelegten Deckglase

bis zum vollständigen Weisswerden der Asche erhitzt. Es restieren dann rundliche Klumpen, die abgesehen von zufälligen Sprüngen vollkommen die Gestalt der beschriebenen Membranverdickungen besitzen und ausserdem noch durch senkrecht auf einander stehende Spalten zerklüftet erscheinen, die offenbar den wenig oder gar nicht verkieselten Seitenwänden der betreffenden Epidermiszellen entsprechen. So stellt Fig. 1 G einen derartigen Kieselkörper dar, der 9 verschiedene Zellen durchsetzte.

Ausserdem sind die kieselreichen Verdickungen aber auch unlöslich in konz. Salz- und Schwefelsäure und zeigen beim Zusatze dieser Säuren weder die Entwicklung von Gasblasen, noch die Bildung von Gypsnadeln. Es können in ihnen also keine einigermassen erhebliche Mengen von Calciumcarbonat oder einem anderen Calciumsalze enthalten sein. Erwähnen will ich jedoch noch, dass die beschriebenen Membranverdickungen namentlich bei der Behandlung mit konz. Schwefelsäure häufig eine sehr deutliche Schichtung zeigten.

Dass nun übrigens die beschriebenen Verdickungen ausser Kieselsäure auch noch Cellulose enthalten und somit auch wirklich als Membranverdickungen aufzufassen sind, konnte nachgewiesen werden, nachdem aus denselben mit Flusssäure die Kieselsäure herausgelöst war. Da mir zur Zeit gerade keine freie Säure zur Verfügung stand, führte ich dies nach der im wesentlichen schon von Mohl [1]) verwandten Methode in der Weise aus, dass ich in einen etwas geräumigen Platintigel 3 gr Flussspath und 5 ccm konz. Schwefelsäure brachte und dann in demselben in einem kleinen mit Wasser gefüllten Platinlöffelchen die Schnitte aufhing und darauf den Platintigel auf den auf ca. 65 ° C. erhitzten Paraffinofen stellte. Schon nach 3 Stunden war dann von dem im Platinlöffel enthaltenen Wasser soviel Flusssäure absorbiert, dass aus den darin enthaltenen Schnitten alle Kieselsäure vollständig herausgelöst war.

Eine mikroskopische Untersuchung liess nun an den betref-

1) Botan. Zeitung 1861. p. 221.

fenden Schnitten noch die ursprünglichen Membranverdickungen deutlich erkennen, dieselben hatten aber ihre starke Lichtbrechung vollständig verloren und hoben sich nur wenig vom Wasser ab; übrigens zeigten sie häufig eine deutliche konzentrische Schichtung, die aber nur selten mehr als 2 vollständige Kreise erkennen liess (cf. Fig. 1, F.). Dass wir es hier nun aber wirklich mit einem Cellulosegerüst zu thun haben, zeigte die Behandlung mit Chlorzinkjod, das dasselbe alsbald deutlich violett färbte, während diese Färbung vor der Behandlung mit Flusssäure nicht zu beobachten war.

Das Vorhandensein organischer Substanz innerhalb der beschriebenen Membranverdickungen konnte übrigens auch schon daraus erschlossen werden, dass dieselben durch schwaches Glühen ohne Schwefelsäure intensiv geschwärzt wurden.

Schliesslich sei noch erwähnt, dass ich eine deutliche Doppelbrechung an den betreffenden Körpern nicht nachweisen konnte.

Es fragt sich nun, ob wir die beschriebenen Membranverdickungen irgendwelchen bereits bekannten Bildungen an die Seite stellen können. In erster Linie scheinen mir nun in dieser Richtung die Cystolithen in Frage zu kommen. Namentlich diejenigen vieler Cucurbitaceen[1]) besitzen ja in ihrer Gestalt eine gewisse Aehnlichkeit mit den beschriebenen Bildungen und stimmen mit ihnen auch insofern überein, als sie häufig Trichome bevorzugen. Immerhin bleibt doch beachtenswert, dass ich die bei Cyperus angetroffenen Bildungen stets vollständig kalkfrei fand. In dieser Beziehung stimmen dieselben am besten mit den von Solereder[2]) in verschiedenen Aristolochia-Arten beobachteten verkieselten Zellgruppen überein, die auch von Kohl (l. c. p. 238) den Cystolithen angereiht werden. Doch trifft bei diesen die Membranverdickung gerade umgekehrt die Innenwandung der Epidermiszellen.

Erinnern möchte ich aber schliesslich noch daran, dass spe-

1) Cf. Kohl, Anatomisch-physiol. Unters. d. Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze. Marburg 1889, p. 128 u. 237.

2) Engler's botanische Jahrbücher Bd. 10, p. 435 und 471.

ziell auch die Cyperaceen durch das häufige Vorkommen von kieselsäurereichen Membranverdickungen in den Epidermiszellen ausgezeichnet sind. Es sind dies die schon mehrfach beschriebenen kegelförmigen Vorsprünge [1]), die sich ausschliesslich in den über den subepidermalen Bastbündeln gelegenen Epidermiszellen befinden, wo sie stets mit breiter Basis der inneren Membran aufsitzen und mit der Spitze frei ins Lumen der Zelle hineinragen. Diese Membranverdickungen sind speziell auch bei Cyperus alternifolius konstant anzutreffen. Sie unterscheiden sich aber von den im Obigen beschriebenen Bildungen, abgesehen von ihrem morphologischen Verhalten, nur dadurch, dass sie in ihrem Auftreten eine grosse Konstanz zeigen und auch bereits sehr früh angelegt werden. So fand ich bei C. alternifolius bereits in einem noch in aufrechter Stellung befindlichen Blatte kegelförmige Verdickungen, die derartig verkieselt waren, dass sie auch nach dem Glühen mit konzentrierter Schwefelsäure in ihrer Gestalt vollständig erhalten blieben.

Es scheint mir denn auch beachtenswert, dass echte Cystolithen bisher in keinem Falle bei Monocotylen beobachtet wurden, und es dürfte somit das von mir nachgewiesene Vorkommen von Körpern, die einen Uebergang zwischen den echten Cystolithen und jenen kegelförmigen Verdickungen darzustellen scheinen, auch in systematischer Beziehung ein gewisses Interesse beanspruchen dürfen.

Ueber eine etwaige physiologische oder biologische Bedeutung der betreffenden Körper vermag ich keine Angaben zu machen; übrigens spricht wohl die ganze Art des Auftretens dafür, dass wir es hier einfach mit Ablagerungsstätten für die mit dem Transpirationswasser aufgenommene im Stoffwechsel nicht weiter verwertbare Kieselsäure zu thun haben.

---

1) Vergl. u. a. Westermaier, Pringsheim's Jahrbücher Bd. XIV, p. 65 und A. Mazel, Études d'anatomie comp. s. l. org. d. végét. dans le genre Carex. Genève 1891, p. 21.

14.

Ueber Calciumphosphatausscheidungen in lebenden Zellen.

Von

Dr. A. Zimmermann.

Während durch die Untersuchungen von Hansen[1]) und Leitgeb[2]) bereits eine ganz beträchtliche Anzahl von Pflanzen bekannt geworden ist, in denen nach dem Eintragen in Alkohol oder Glyzerin Sphaerokrystalle von Calciumphosphat gebildet werden, liegt bisher in der Litteratur nur eine einzige Angabe vor, nach der feste Calciumphosphat-Ausscheidungen auch innerhalb der lebenden Pflanze vorkommen sollen. Diese Angabe rührt von Nobbe, Hänlein und Councler[3]) her, die in den Blättern von Wasserkulturexemplaren von Soja hispida und Robinia pseudoacacia rundliche Körper von Calciumphosphat beobachtet haben. Obwohl ich nun bisher keine Gelegenheit hatte, diese Körper durch eigene Anschauung kennen zu lernen, scheint es mir doch nicht ganz unwahrscheinlich, dass dieselben mit gewissen Inhaltskörpern nahe verwandt sind, die ich neuerdings in den lebenden Zellen von Blatt und Stengel einer leider nicht bestimmten Cyperus-Art[4])

1) Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg Bd. III. p. 92.

2) Botan. Zeitung 1887, p. 129.

3) Landw. Versuchsstat. 1879. Bd. 23. p. 471.

4) Von derselben standen mir bislang nur vegetative Stengel zur Verfügung, die mit denen von Cyperus textilis eine grosse Aehnlichkeit hatten. In Blättern von Herbarmaterial dieser Pflanze habe ich aber die erwähnten Körper nicht beobachtet.

beobachtet habe. Jedenfalls konnte für diese Körper der sichere Nachweis geliefert werden, dass sie zum mindesten zum grössten Teile aus Calciumphosphat bestehen. Obwohl ich nun über die Verbreitung und namentlich auch über die physiologische Bedeutung dieser Körper im kommenden Sommer noch weitere Untersuchungen anzustellen gedenke, will ich doch schon jetzt über die morphologischen und chemischen Eigenschaften derselben an dieser Stelle einen kurzen Bericht erstatten.

Bezüglich der Verbreitung der betreffenden Körper, die ich im Folgenden kurz als Sphaeroide bezeichnen werde, sei nun zunächst erwähnt, dass dieselben in der Epidermis der Blattoberseite die bedeutendste Grösse erreichten, und zwar waren sie bei manchen älteren Blättern fast ausnahmslos in jeder Zelle zu finden, während sie allerdings in anderen anscheinend ganz gleichaltrigen Blättern gänzlich fehlten, ohne dass ich zur Zeit im Stande wäre, einen Grund für dies abweichende Verhalten angeben zu können. Nicht unerheblich kleiner waren stets die in der Epidermis der Blattunterseite beobachteten Körper.

In jungen Blättern wurden die Sphaeroide dagegen sowohl an der Blattober- als auch an der Blattunterseite stets vergebens gesucht. Allerdings fand ich hier neben Calciumoxalatkrystallen nicht selten auch stärker lichtbrechende kugelförmige Körper. Dieselben waren aber unlöslich in 5 % Essigsäure und schwärzten sich mit Osmiumsäure; sie bestanden also jedenfalls aus einer ölartigen Substanz und stehen mit den Sphaeroiden in keiner Beziehung.

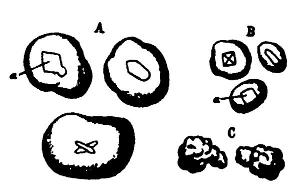
Abgesehen vom Blatt, habe ich Sphaeroide nur noch im Grundparenchym älterer Stengelteile auffinden können.

Ausserdem habe ich nun übrigens auch eine Anzahl anderer Cyperus-Arten (C. alternifolius, C. vegetus, C. congestus und C. Papyrus), sowie auch eine Isolepis-Art auf das Vorkommen ähnlicher Körper untersucht, habe dieselben aber bisher bei keiner derselben auffinden können.

Bezüglich der Gestalt der Sphaeroide sei erwähnt, dass

dieselben namentlich im Blatt häufig annähernd kugelförmig sind (cf. Fig. A u. B); nicht selten ist ihre Gestalt auch mehr oder weniger unregelmässig, ja es kommen auch vollkommen traubenförmige Sphaeroide vor, die an manche Globoide, z. B. die aus dem Samen von Bertholletia excelsa erinnern. Derartige Formen fand ich fast ausnahmslos in den untersuchten Stengelteilen (cf. Fig. C.).

Die genauere Untersuchung der Sphaeroide zeigt nun zunächst, dass dieselben keineswegs aus einer homogenen Masse bestehen. Schon bei der direkten Beobachtung der unversehrten Sphaeroide beobachtet man vielmehr, dass sich im Zentrum derselben ein Kern von etwas abweichender Lichtbrechung befindet (cf. Fig. A u. B, a). Dieser Kern bleibt, wenn die übrige Masse der Sphaeroide durch Wasser oder Essigsäure zur Auflösung gebracht ist, ungelöst zurück und besteht, wie aus den sogleich noch ausführlicher zu besprechenden Reaktionen hervorgeht, aus oxalsaurem Kalk. Uebrigens besitzt die aus Calciumoxalat bestehende zentrale Masse der Sphaeroide meist eine sehr unregelmässige Gestalt, mitunter beobachtete ich aber auch gut ausgebildete Krystalle, namentlich tetragonale Pyramiden (cf. Fig. B).



A. Sphaeroide aus der Epidermis der Blattoberseite von Cyperus spec. B. Idem von der Blattunterseite. C. Sphaeroide aus dem Parenchym eines alten Stengels.

Ausserdem sind die Sphaeroide übrigens auch von einer zarten Hülle umgrenzt, die bei langsamer Lösung der Grundmasse durch Wasser oder Essigsäure ebenfalls zurückbleibt. Dieselbe scheint ausschliesslich organischer Natur zu sein.

Gehen wir nun zu den chemischen Reaktionen der Sphaeroide über, so wurde bereits erwähnt, dass die Grundmasse derselben in Wasser löslich ist; übrigens ist zur vollständigen Lösung eine nicht unbeträchtliche Zeit der Einwirkung erforderlich, auch wird die Lösung durch Erhitzen nicht wesentlich beschleunigt. Wenigstens beobachtete ich bei Schnitten, die auf dem Objekt-

träger in Wasser gekocht waren, dass die Sphaeroide in den nicht angeschnittenen Zellen noch ganz oder wenigstens nahezu unverändert waren. Die Schnitte wurden dann in ein kleines Schälchen mit Wasser von gewöhnlicher Temperatur gebracht, und es zeigte sich bei der nach 1 Stunde vorgenommenen Untersuchung derselben, dass nur noch die erwähnten Hüllmembranen und Calciumoxalateinschlüsse erhalten waren.

Beim Glühen von Tangentialschnitten von einem sphaeroidenhaltigen Blatte blieben die Sphaeroide in ihrer Gestalt vollkommen unverändert und mussten somit reich sein an anorganischer Substanz. Der Umstand, dass sie sich beim Anfang des Glühens stark schwärzten, spricht auf der andern Seite dafür, dass in denselben auch eine gewisse Menge von organischen Stoffen enthalten ist. Ich muss es jedoch unentschieden lassen, ob es sich hier, wie bei den künstlichen Calciumphosphatsphaeriten um mehr zufällig mit niedergeschlagene Verbindungen handelt, oder ob die organischen Substanzen einen integrierenden Bestandteil der Sphaeroide darstellen.

Auf das Vorhandensein von Calcium innerhalb der Sphaeroide kann nun zunächst aus dem Verhalten derselben gegen Schwefelsäure geschlossen werden. Wird dieselbe in konzentriertem Zustande den betreffenden Schnitten zugesetzt, so werden momentan sämtliche Sphaeroide gelöst, und es bilden sich sofort an Stelle derselben grosse Mengen von büschelförmig angeordneten doppelbrechenden Krystallen, die die betreffenden Zellen fast ganz erfüllen. Dass nun diese Gypsnadeln allein von den Calciumoxalateinschlüssen der Sphaeroide abstammen sollten, macht schon ihre grosse Menge sehr unwahrscheinlich. Uebrigens habe ich zum Vergleich auch Schnitte, aus denen ich zuvor durch Kochen in einem grossen Tropfen von 5 % Essigsäure die Grundmasse der Sphaeroide extrahiert hatte, mit konz. Schwefelsäure behandelt. Es entstanden in diesen in der That aus den durch die Behandlung mit Essigsäure unversehrt gebliebenen Calciumoxalatkrystallen ebenfalls Gruppen von Gypsnadeln. Diese Kry-

stallgruppen blieben aber stets nur sehr klein und standen gegen die bei der Einwirkung der Schwefelsäure auf die frischen Schnitte gebildeten Krystallmassen so sehr an Menge zurück, dass auch ohne genauere quantitative Bestimmungen kein Zweifel darüber bestehen konnte, dass die Gypsnadeln in den nicht zuvor mit Essigsäure extrahierten Schichten nicht lediglich aus den Calciumoxalateinschlüssen entstanden sein konnten.

Ebenfalls für das Vorhandensein von Calcium spricht nun aber ferner das Verhalten der Sphaeroide gegen oxalsaures Ammon. Erhitzen der Schnitte in einer Lösung von 10 % Ammoniumoxalat und 1 % Essigsäure bewirkte Verwandlung der Sphaeroide in ziemlich undurchsichtige, aus winzigen Krystallen bestehende Klumpen, die annähernd die ursprüngliche Gestalt der Sphaeroide besassen und deutlich doppelbrechend waren; sie waren ferner unlöslich in 5 % Essigsäure, aber löslich in Salzsäure. In einer Lösung, die 0,5 % Ammoniumoxalat und 1 % Essigsäure enthielt, waren die Sphaeroide nach ca. 1/2 Stunde ebenfalls gelöst, und es hatten sich innerhalb der Schnitte und auch ausserhalb derselben grosse Mengen von Krystallen ausgeschieden, darunter auch schön ausgebildete tetragonale Pyramiden.

Für das Vorhandensein von Phosphorsäure innerhalb der Sphaeroide spricht nun zunächst das Verhalten derselben gegen molybdänsaures Ammon. Dieses bewirkt eine sofortige Lösung der Sphaeroide und fast momentan und ohne Erwärmen die Bildung eines reichlichen Niederschlages von deutlich ausgebildeten Krystallen, die die für die Phosphorverbindung des molybdänsauren Ammons charakteristische Gestalt besitzen. Bei einem Schnitte, der in einer Schale zuvor mit kochender 5 % Essigsäure extrahiert war, trat auch nach 5 Stunden keine Phosphorsäurereaktion ein.

In ganz entsprechender Weise wirkte auch eine ammonchloridhaltige Lösung von schwefelsaurer Magnesia: nach Zusatz derselben bildeten sich allmählich innerhalb der Schnitte

reichliche Massen von Krystallen, die zwar meist sehr klein waren, zum Teil aber doch deutlich sargdeckelartige Gestalt besassen.

Aus diesen Reaktionen können wir somit den Schluss ziehen, dass die Sphaeroide jedenfalls sehr reich sind an Calciumphosphat; ob sie aber ausserdem noch andere Substanzen enthalten und ev. welche, muss zur Zeit unentschieden gelassen werden.

Um nun übrigens das Auffinden und die Identifizierung der besprochenen Gebilde mit anderen fraglichen Körpern zu erleichtern, will ich noch folgende Reaktionen derselben angeben.

5 % Essigsäure löst allmählich (beim Erhitzen sofort) die gesamte Grundmasse; die Calciumoxalateinschlüsse und eine zarte Hüllmasse bleiben aber, wie bereits hervorgehoben wurde, zurück. Durch Eisessig werden die Sphaeroide selbst beim einmaligen Aufkochen nicht gelöst, während bei nachherigem Zusatz von Wasser alsbald Lösung eintrat.

Salzsäure löst auch die Calciumoxalateinschlüsse ziemlich schnell, doch bleibt zunächst die Hülle des Sphaeroids und eine zarte Membran, die zuvor die Calciumoxalatkrystalle umschloss, zurück.

10 % Kalilauge lässt die Sphaeroide unverändert; dahingegen bewirkt eine Lösung von Kaliumhydroxyd in der gleichen Gewichtsmenge Wasser eine sofortige Lösung der Grundmasse der Sphaeroide. An Stelle derselben bilden sich aber teils nadelförmige Krystalle, teils grössere Krystallaggregate von unregelmässiger Form; dieselben sind auch in kochendem Wasser unlöslich, werden aber durch Schwefelsäure gelöst, während alsbald Gypsnadeln an ihre Stelle treten. — In Schnitten, die nach der Extraktion mit 5 % Essigsäure mit 50 % Kalilauge behandelt waren, unterblieb die Bildung der besprochenen Krystalle.

In Ammoniak färben sich die Sphaeroide deutlich gelb.

Im polarisierten Lichte erscheint die Grundmasse der Sphaeroide isotrop, während die Calciumoxalatkrystalle stark aufleuchten und also auch in dieser Weise sehr gut sichtbar gemacht und von der Grundmasse der Sphaeroide unterschieden werden können.

Etwas ausführlicher möchte ich schliesslich noch auf das Verhalten der betreffenden Schnitte gegen Alkohol eingehen. Dieser lässt zwar die Sphaeroide unverändert, bewirkt aber in den Epidermiszellen der sphaeroidenhaltigen Cyperusspezies kugelige Fällungen, die mir anfangs mit der Grundmasse der Sphaeroide substantiell identisch oder wenigstens nahe verwandt zu sein schienen. Die Untersuchung anderer Cyperusarten (u. a. Cyperus alternifolius und C. vegetus) zeigte mir nun aber, dass in den Blättern dieser Pflanzen beim Eintragen in Alkohol in gleicher Weise kugelige Fällungen eintreten, die sich wohl allmählich in Sphaerokrystalle verwandeln werden; doch verfüge ich noch nicht über hinreichend altes Alkoholmaterial, um diese Frage entscheiden zu können. Auch war es mir noch nicht möglich, die Zusammensetzung der betreffenden Substanz genau zu ermitteln. Es kam mir auch zur Zeit nur darauf an, den Nachweis zu liefern, dass es sich hier nicht um Calciumphosphat handeln kann. Dies geht aber schon daraus hervor, dass sich die betreffenden Körper in konz. Schwefelsäure zwar alsbald lösten, dass aber auch dann, wenn sie in sehr reichlicher Menge vorhanden waren, selbst nach längerer Zeit — etwa 1/2 Stunde — keine Spur von Gypsnadeln auftrat. Auch oxalsaures Ammon bewirkt zwar sofortige Lösung, aber auch nach 1/2 Stunde keinen krystallinischen Niederschlag von Calciumoxalat. Schliesslich gaben die betreffenden Schnitte mit molybdänsaurem Ammon entweder gar keinen oder nur nach längerer Zeit einen spärlichen Niederschlag.

Durch Obiges dürfte somit der sonst noch mögliche Einwand beseitigt sein, dass die oben beschriebenen Calcium- und Phosphorsäurereaktionen nicht von der Sphaeroiden-Grundmasse, sondern von jenen durch Alkohol fällbaren Substanzen bewirkt würden, und ich glaube somit auch zu der Annahme berechtigt zu sein, dass die Sphaeroide in der That in erster Linie aus Calciumphosphat bestehen.

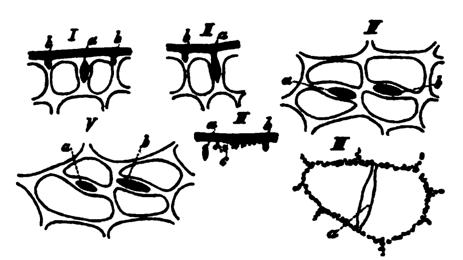
15.

Ueber eigenartige Cuticularbildungen.

Von

K. Schips, cand. theol.

An der Epidermis der Früchte von Rohdea japonica gewahrt man Cuticularbildungen, die ihrer Eigentümlichkeit wegen im folgenden einer Betrachtung unterzogen werden sollen. Das Auffällige derselben besteht namentlich darin, dass sie sich nur in den zuletzt gebildeten Membranen vorfinden, dass sie somit nicht wie die sonst bekannten Fortsätze, welche von der Cuticula aus in die Seitenwände der Epidermiszellen hineinragen, ein zusammenhängendes Netz bilden, sondern von einander völlig isoliert sind. Was nun speziell die Gestalt der betreffenden Gebilde anlangt, so beobachtet man an Tangentialschnitten, dass bei den zuletzt gebildeten Radialwänden die innere Partie von einer stärker lichtbrechenden Masse eingenommen wird, die meist eine mehr oder weniger deutlich elliptische Form besitzen. Meist sind diese Einlagerungen kleiner als die betreffende Wand, und es bleiben dann ihre beiden Enden von den Wänden der Mutterzelle gleich weit entfernt (Fig. V, a). Mitunter jedoch ist ihre Lage etwas exzentrisch (Fig. IV b), und in einzelnen Fällen geht diese Exzentrizität so weit,



Epidermis der nahezu reifen Frucht von Rohdea japonica. I — III. Radialschnitte; a Lamellen; b Zapfen; c Conglomerate solcher Zapfen und isolierte Cuticularpartikelchen. I u. II Profil-, III Flächenansicht. IV—VI. Tangentialschnitte. a u. b Lamellen. III u. VI nach der Behandlung mit Jod und Schwefelsäure. Die verkorkten Membranteile in Fig. I – V schraffiert.

dass das eine Ende dieses elliptischen Gebildes mit dem Ende der betreffenden Wand zusammenfällt, in welche die Einlagerung mehr oder weniger weit hineinragt. Nicht selten kommen auch Gebilde vor, welche die gleiche Länge, wie die Wand selber haben und in diesem Falle verschwindet meist auch die elliptische Gestalt, indem die Einlagerungen durchgängig so ziemlich die gleiche Dicke aufweisen (Fig. VI, a). Ausnahmsweise treten noch andere Formen auf, indem z. B. von der Kante aus, in der mehrere Zellen zusammenstossen, derartige Streifen in die von hier ausgehenden Zellwände hineinragen.

Auf Schnitten, die senkrecht zur Oberfläche der Früchte von Rohdea geführt sind, gelingt es ebenfalls leicht, die betreffenden Gebilde innerhalb einzelner Radialwände zu beobachten; dieselben haben hier eine ähnliche Gestalt wie auf Tangentialschnitten; indes sind die beiden Enden immer ziemlich scharf zugespitzt (Fig. I—III, a) und es bildet bei ihnen eine mehr exzentrische Lage die Regel, indem die Lamellen durchgehends der Cuticula etwas mehr genähert erscheinen (Fig. I, a). In nicht seltenen Fällen befanden sich diese Einlagerungen isoliert und ohne Zusammenhang mit der Cuticula (Fig. I und III, a); aber auch in den Fällen, wo sie mit derselben in Zusammenhang stehen, bleibt die spitze Endigung derselben sowohl gegen die Cuticula hin als nach innen (Fig. II, a) gewahrt.

Konstruiert man sich aus diesen Tangential- und Radialschnitten das räumliche Bild dieser Einlagerungen, so ergeben sich Lamellen von mehr oder weniger regelmässig rechteckiger Form mit abgerundeten Ecken; man kann ihre Gestalt übrigens auch direkt beobachten, wenn man Tangentialschnitte mit Jod und Schwefelsäure behandelt, so dass diese nur mehr die verkorkten Partien aufweisen. An derartigen Präparaten beobachtet man auch direkt, dass die Lamellen in der Mitte verdickt und an der Cuticula befestigt sind.

Neben diesen mehr in die Augen fallenden grösseren Lamellen kommen auch noch kleinere Einlagerungen innerhalb sämt-

licher Radialwände vor. Im Profil gesehen erscheinen diese häufig als Zapfen, die gleichfalls an beiden Enden zugespitzt sind und mit der Cuticula zusammenhängen (Fig. I—III, b). In der Flächenansicht sieht man, dass sie stets zu mehr oder weniger dichten Conglomeraten vereinigt vorkommen, welche der Cuticula aufsitzen. Ihnen gesellen sich häufig Cuticularpartikelchen bei, welche vor oder häufiger neben diesen Conglomeraten gelagert sind und mit der Cuticula nicht zusammenhängen (Fig. III, c).

Grosse Aehnlichkeit haben also diese letzteren Bildungen mit jenen, welche Vöchting in seiner Monographie der Rhipsalideen beschreibt [1]); nur sind in unserem Falle die Cuticularpartikelchen auf die Region in nächster Nähe der Cuticula beschränkt, während sie bei Lepismium radicans die ganze Epidermiszelle umgeben.

Als cuticularisiert erwiesen sich diese sämtlichen Partien nach der Behandlung mit Chlorzinkjod, durch welches sie sich gelb färbten; Jod und Schwefelsäure färbt sie gleichfalls gelb und löst sie nicht. Auch mit den neuerdings von A. Zimmermann [2]) angegebenen Reagentien, Cyanin und Alkannin, geben sie die für verkorkte Membran charakteristische Blau- resp. Rotfärbung. Schliesslich zeigen sie auch bei der Beobachtung in polarisiertem Licht das gleiche Verhalten wie verkorkte Membranen. Zur Untersuchung kamen zunächst Tangentialschnitte. Bei diesen liess sich bei Einschaltung eines Gypsplättchens mit Leichtigkeit nachweisen, dass die optischen Axen dieser Einlagerungen umgekehrt orientiert sind, wie bei den Cellulosemembranen, von welchen sie umgeben sind. Auffallend ist aber der Umstand, dass die Doppelbrechung beim Erhitzen nicht aufgehoben wird, während Ambronn in seiner Arbeit »über das optische Verhalten der Cuticula und der verkorkten Membranen« [3]) angiebt, dass solche Membranen »in Wasser oder verdünntem Glyzerin bis zur Siede-

---

1) Pringsheim's Jahrbücher Bd. IX, S. 386 ff.

2) Mikrochemische Reaktionen von Kork und Cuticula in Zeitschrift f. wissensch. Mikroskopie. Bd. IX, 1892, p. 58 ff.

3) Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft 1888, Bd. VI, S. 226 f.

hitze erwärmt über dem Gypsplättchen sich neutral verhalten und dass mit dem allmählichen Erkalten die frühere optische Reaktion in vollster Deutlichkeit wiederkehrt, während das optische Verhalten der angrenzenden Cellulosepartien dabei ganz unverändert bestehen bleibt«. Allerdings konnte nur Alkoholmaterial zu der Untersuchung verwendet werden; doch ist diesem Umstand jedenfalls nicht viel Gewicht beizulegen, da selbst Mikrotomschnitte von in Paraffin eingebetteten Blättern von Clivia nobilis in der von Ambronn angegebenen Weise reagierten.

Ausser diesen nahezu reifen Früchten, welche nur in den zuletzt gebildeten Epidermiswänden solche Einlagerungen aufwiesen, konnten noch ganz kleine Früchtchen, die sich wohl infolge nicht eingetretener Bestäubung nicht weiter entwickelt hatten, untersucht werden. Aber bei ihnen konnte keine Spur solcher Korklamellen, beziehungsweise Cuticularfortsätze nachgewiesen werden. Wohl zeigten die mit Jod und Schwefelsäure behandelten Tangentialschnitte die gleiche körnige Struktur, welche man bei den älteren Früchten überall beobachtet hatte; aber die grösseren Korklamellen fehlten bei ihnen, wie das schon zum Voraus anzunehmen war, da sie sich ja auch immer nur in den jüngsten Wänden der älteren Früchte finden. Aus Mangel an geeignetem weiteren Material konnte deswegen über die Entwicklungsgeschichte dieser Gebilde nichts eruiert werden.

Ebenso wenig liess sich über die physiologische Bedeutung dieser Cuticularbildungen eine irgendwie brauchbare Hypothese aufstellen. Um hierin einen Einblick gewinnen zu können, wäre es jedenfalls nötig, die Früchte einer Anzahl weiterer Smilaceen, bei denen sich dieselben am wahrscheinlichsten wiederfinden lassen werden, zu untersuchen; solche standen mir aber nicht zur Verfügung.

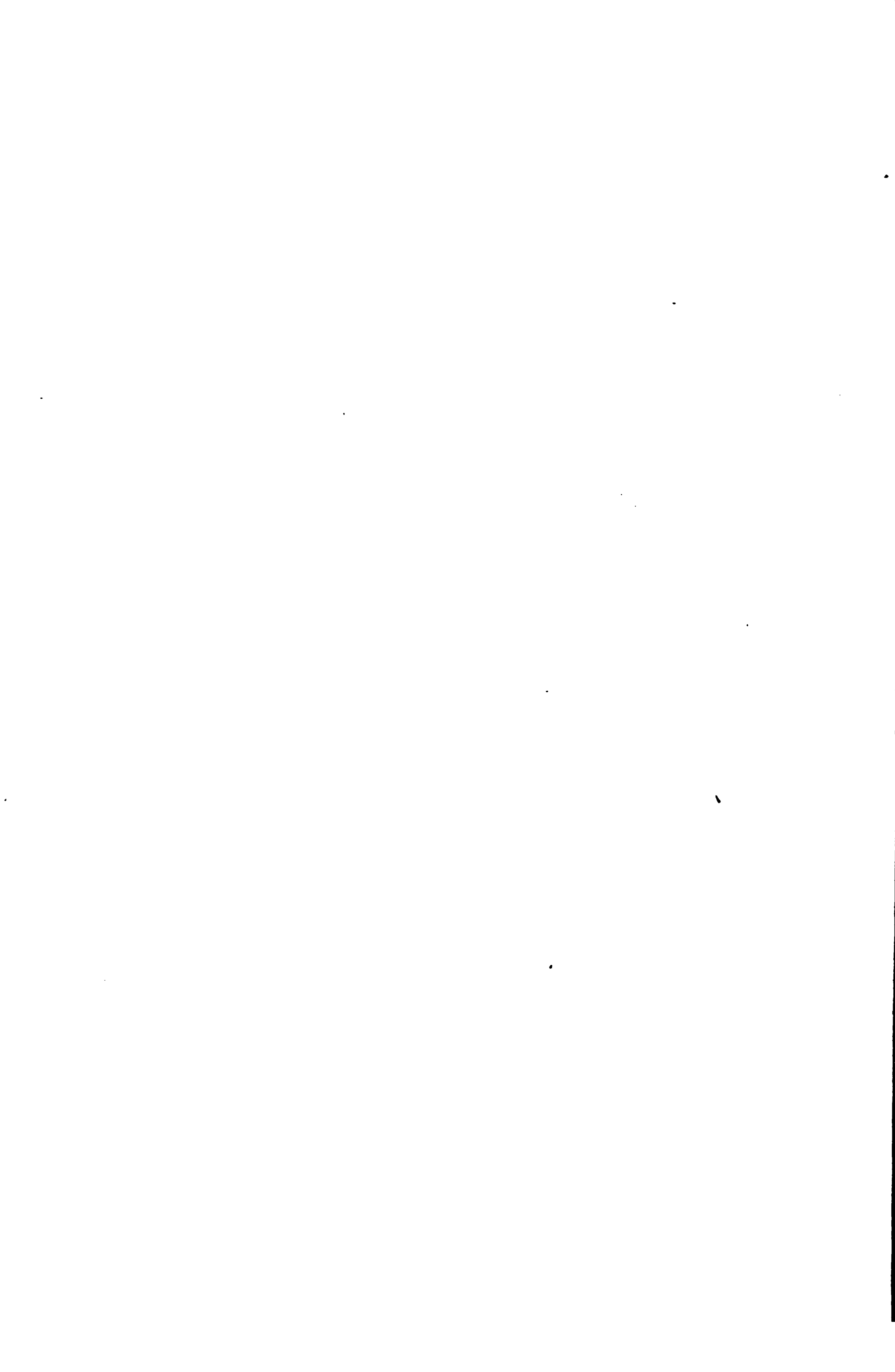
Zum Schluss mag noch darauf hingewiesen werden, dass die eben beschriebenen verkorkten Lamellen bei Rohdea japonica auf die Epidermis der nahezu oder ganz reifen Früchte beschränkt sind. Ausser diesen wurde auch noch die Epidermis der übrigen

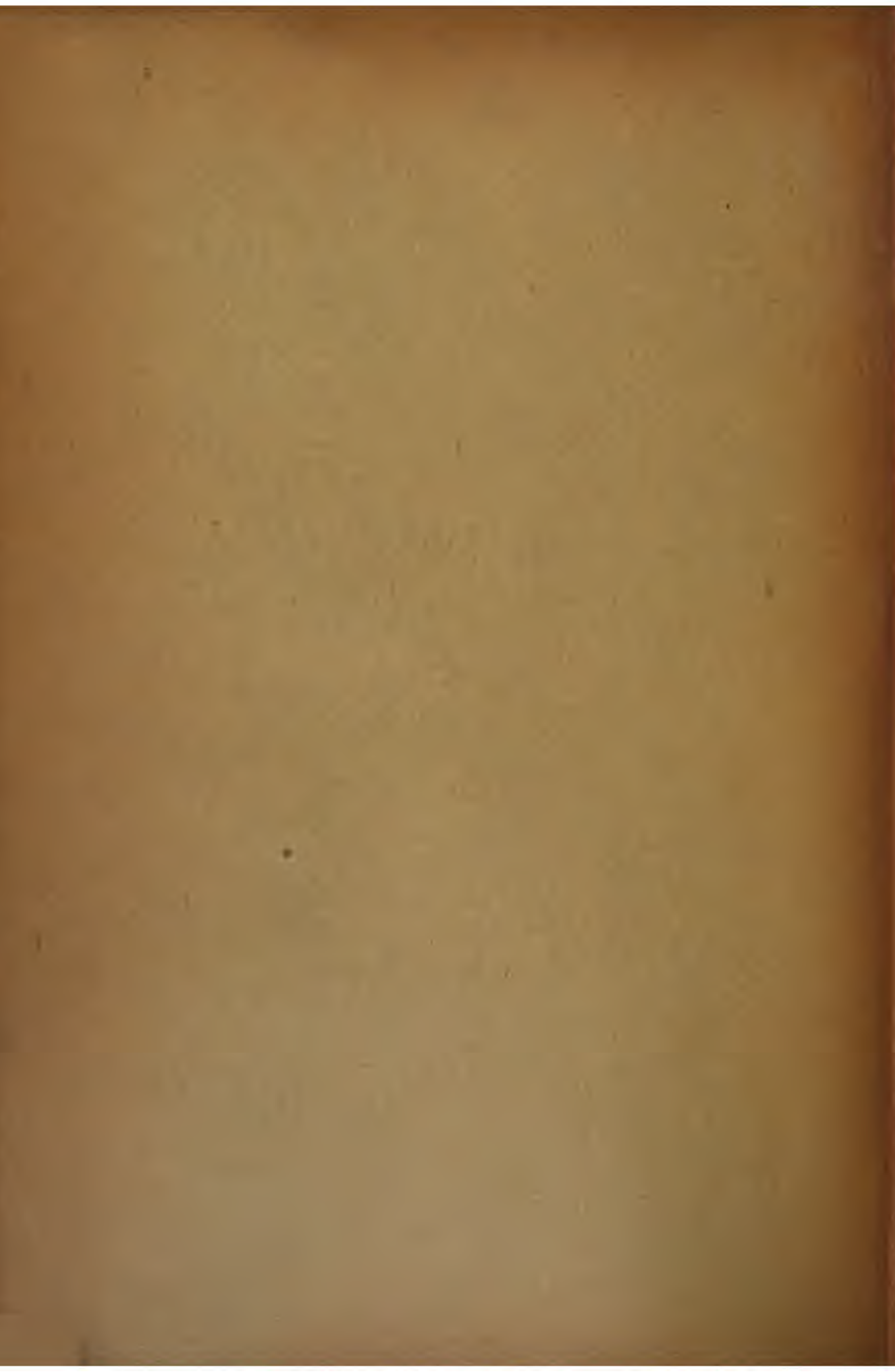
Teile dieser Pflanze untersucht; aber sämtliche entbehren solcher oder ähnlicher Gebilde. Nur die in die Radialwände der Epidermiszellen von der Cuticula aus hineinragenden Zapfen, welche auf Tangentialschnitten das perlschnurartige Aussehen dieser Membranen verursachen, finden sich über die ganze Pflanze verbreitet; dieselben bilden aber keine Eigentümlichkeit derselben, denn sie finden sich auch sonst noch bei zahlreichen Pflanzen.

Tübingen. Botanisches Institut.










HDI
HW 1FBQ J

